

**Vergleichend-morphologische Untersuchungen
über die Funktion der Nahrungserwerbsapparate
von *Anarrhichas lupus* L. und einigen *Blenniidae*
(Teleostei, Blennioidei)**

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen-Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Hans Thiele

aus Benneckenstein

1963

1. Gutachter: Professor Dr. K. Günther

2. Gutachter: Professor Dr. W. Ulrich

Tag der mündlichen Prüfung: 7. Juni 1962

Tag der Promotion: 18. Dezember 1963



Veröffentlicht in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 9, Heft 2/3 (1963)

Verlag Duncker & Humblot, Berlin

(Aus dem I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin — Direktoren:
Prof. Dr. W. Ulrich, Prof. Dr. K. Günther, Prof. Dr. F. Peus —
und aus der Zoologischen Station Neapel — Direktor: Dr. P. Dohrn)

Vergleichend-morphologische Untersuchungen über die Funktion der Nahrungserwerbsapparate von *Anarrhichas lupus* L. und einigen *Blenniidae* (Teleostei, Blennioidei)*

Von

HANS THIELE

(Mit 2 Tafeln und 36 Abbildungen)

Eingegangen am 1. August 1963

Inhalt: I. Einleitung S. 276. — II. Material und Methodik S. 279. —
III. Angaben über die Lebensweise, Nahrung und Nahrungsaufnahme S. 280. —
IV. *Anarrhichas lupus* L., der Seewolf oder Katfisch S. 284. — a) Osteologie
S. 284. — Das Neurocranium S. 284. — Der Circumorbitalring S. 294. — Der
erste Kieferbogen und der Kieferstiel S. 296. — Die Opercularia S. 303. — Die
Hyalelemente S. 303. — Das Zungenbein und der Kiemenkorb S. 306. —
Der Schultergürtel S. 309. — Die Bezahnung S. 311. — b) Myologie S. 312. —
Die Muskulatur der Kiefer und des Suspensoriums S. 312. — Die Muskulatur
der Hyalia S. 327. — Die Muskulatur der Kiemenbogen S. 331. — 1. Die dorsale
Kiemenbogenmuskulatur S. 331. — 2. Die ventrale Kiemenbogenmuskulatur S. 337.
— Die Muskulatur des Schultergürtels und der Muskulus sterno-hyoideus S. 340.
— c) Der Quetschmechanismus des Syncraniums S. 345. — V. Zur Frage nach den
funktionell-anatomischen Voraussetzungen der Durophagie bei *Anarrhichas lupus*:
Vergleichende Untersuchungen an *Blennius ocellatus* L., *Blennius gattorugine*
Brünn und *Blennius sanguinolentus* Pall S. 361. — a) Osteologie S. 362. — Das
Neurocranium S. 362. — 1. *Blennius ocellatus* S. 363. — 2. *Blennius gattorugine*
S. 367. — 3. *Blennius sanguinolentus* S. 371. — Die Circumorbitalia S. 372. —
Der erste Kieferbogen und der Kieferstiel S. 374. — Der zweite Kieferbogen
S. 384. — Die Opercularia S. 385. — Die Bezahnung S. 388. — b) Myologie
S. 389. — Die Muskulatur der Kiefer und des Suspensoriums S. 389. — c) Der
Kiefermechanismus der untersuchten drei Blenniiden S. 400. — VI. Funktionell-
morphologischer Vergleich einiger syncranialer Strukturen der untersuchten
Blennioidei S. 408. — VII. Versuch einer funktions-genetischen Deutung der
vorgelegten Befunde S. 425. — VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse S. 431. —
IX. Literaturverzeichnis S. 433. — Zeichenerklärungen S. 436.

* D 188

I. Einleitung

Bis in die Gegenwart hinein wurden osteologische und myologische Studien am Schädel der Teleostier vorzugsweise rein deskriptiv oder vergleichend morphologisch betrieben (Vgl. die Zusammenfassungen bei Lubosch 1938, Rauther 1927—1940, Ihle, van Kampen, Nierstraß und Versluys 1927). Ausgang der Untersuchungen waren meist Probleme der Homologie-Zoologie, der nach Homologien vergleichenden Morphologie. Die beträchtlichen Erfolge der Homologie-Zoologie bei der Klärung der damals dominierenden phylogenetischen Fragen führten dazu, daß die funktionelle Anatomie zurückgedrängt wurde. Sicher lag das auch an der Problematik der teleologischen Fragestellung, mit der die funktionell-anatomische Arbeitsrichtung einsetzt. Denn die Teleologie war einer Biologie, die sich auch methodisch mit der Kausalitätskategorie einzurichten versuchte, als unerlaubt verdächtig geworden.

Aber die teleologische Fragestellung war schon von Kant und zuletzt wieder von Max Hartmann (1948) speziell für die Biologie als „heuristisches Prinzip“ legitimiert und insofern als unentbehrlich erkannt worden. Damit begann auch in neuerer Zeit sich die funktionelle Analyse morphologischer Befunde durchzusetzen. Die ersten grundlegenden Untersuchungen über die Mechanik des Viscerocraniums der Teleostier stammen von Holmquist (1910—1912), Petersen (1914), Woskoboinikoff (1932) und Hofer (1938). Die jüngsten, vergleichend funktionell-anatomischen Arbeiten über den Kieferapparat der verschiedensten Lebensform- und Strukturtypen bei Teleostiern von Hofer (1945), Günther und Deckert (1953, 1955, 1959, 1960), Tschernavin (1953), Kirchhoff (1958), Kampf (1961), Kayser (1962) und Flüchter (1963) demonstrieren die außerordentliche adaptogenetische Plazität des Teleostiersyncraniums.

Um in die Problematik des Kiefermechanismus der Teleostier einzuführen, beziehe ich mich auf Hofer (1945). Als Ausgangspunkt der Entwicklung zu den rezenten Teleostiern nimmt er eine hypothetische Form mit teleohyostylem Suspensionsmodus an. Er schreibt: „Die ältesten bekannten Actinopterygier zeigen den Suspensionstypus der Teleostylie (de Beer 1931), den wir Teleohyostylie nennen, weil es sich um eine typische Hyostylie handelt. Auch Goodrich (1930) hat einen solchen Suspensionstypus als ursprünglich angenommen. Typisch ist für diese Suspensionsform neben der suspensoriellen Hyomandibula der funktionelle Processus basalis und der rudimentäre Processus oticus des Suspensoriums“. Die teleohyostylen Fische hatten einen funktionellen Processus basalis als Stütze für den druckbeanspruchten Gaumen, einen starren „neuen“ Oberkiefer und eine geringe Splanchnokinetik wegen der Festigkeit ihrer dermalknöchernen Kopfkapsel. Diesen Funktionstyp verkörpert etwa die Gruppe *Cheirolepis* †, *Glaucolepis* † (Devon) und *Palaeoniscus* † (Carbon-Perm), *Palaeonisciformes*, mit tief gespaltenen Raubmäulern. Mit der für die Evolution der Osteichthyes zu den Teleostiern hin so bezeichnenden Auflösung der

dermalknöchernen Kopfkapsel fand der Übergang von der Teleohyostylie zur Ethmohyostylie statt. Bei diesem Typus ist der Processus basalis des Suspensoriums verloren gegangen. Die dermalknöchernerne Kopfkapsel wurde auf den Circumorbitalring reduziert, dessen einzelne Elemente bei den modernen Teleostiern fast immer nur noch in lockerer Verbindung miteinander und mit dem Syncranium bestehen. Dadurch verloren die Elemente des „neuen“ Oberkiefers (Maxillare und Praemaxillare) ihre feste Anlagerung am Neurocranium und ihre Beißtüchtigkeit. Das Suspensorium berührt das Neurocranium nur noch an zwei Stellen, rostral am Exethmoid und caudal im Bereich des Pter- und Sphenoticum. Neu erworben wurde auf diese Weise, nämlich mit der Sprengung der dermalknöchernen Kopfkapsel, eine im Vergleich zu den teleohyostylen Typen erheblich gesteigerte Splanchnokinetik, folglich eine verbesserte Atemwasserversorgung und damit die Möglichkeit zur Intensivierung des Stoffwechsels. Die adaptiogenetischen Vorteile waren außerordentlich, wie die Geschichte der Teleostier lehrt. Der Gewinn der intensiveren Splanchnokinetik mußte jedoch mit dem fast gänzlichen Verlust der Beißtüchtigkeit des neuen Oberkiefers — sie blieb nur an der rostralen Spitze des Schädels erhalten, an der allein das Praemaxillare noch dem Neurocranium fest anliegt — und des druckfesten Gaumens bezahlt werden. Denn bei jeder Dilatation der Suspensorien wären die Knochenelemente dieses Gaumens, der ja aus einem starren axialen Gaumen und zwei beweglichen Anteilen (Palatin und Entopterygoid) beiderseits besteht, auseinander gerissen worden. Die meisten Entwicklungslinien der modernen Teleostier haben diesen Nachteil kompensiert mit der vorteilhaften Ausnutzung des Atemwasserstromes für das Einschwemmen kleiner oder mäßig großer Nahrungsbrocken (G ü n t h e r 1953). Da der „neue“ Oberkiefer jetzt nur noch mit der rostralen Spitze der Praemaxillaria am Neurocranium ein festes Widerlager besaß, konnte eine Beiß- und Greiffunktion mit ihm nur noch für diesen Bereich bewahrt werden: Die Kieferfunktion wurde gleichsam vorverlegt, heraus aus der druckempfindlich gewordenen Orbital-Gaumenzonen (H o f e r 1945). Eben dies gestattete weiterhin eine Verkürzung der Kiefer unter entschiedener Rostradrichtung des Kieferstieles, das Maxillare wurde für die Mundrandbegrenzung entbehrlich, schied alsbald aus ihr aus und wechselte seine Funktion von der eines Kieferbestandteiles zu der eines kinetischen Elementes für den „Maxillarapparat“. Mit dessen Einrichtung gipfelt der

Öffnungsvorgang der Kiefer bei den Teleostiern im allgemeinen in der Entfaltung eines mehr oder weniger weiten Röhrenmaules, in das die Beute mit dem Atemwasserstrom eingeschwemmt wird, ohne mit den Kiefern ergriffen werden zu müssen. Den dafür notwendigen heftigen Sog erzeugt das beim Öffnen der Kiefer plötzlich und mächtig vergrößerte Lumen der Mundhöhle. Dies funktionelle Moment in der viscerocranialen Entwicklung der Teleostier war so vorteilhaft, daß sogar Großbrockenschlinger und am Boden lauernde Raubfische sich des Einschwemmechanismus bedienten und ihn für ihren Lebensbereich phylo- und adaptiogenetisch vervollkommen konnten.

Es gibt jedoch Teleostier, die in ihrer Ernährungsweise erheblich von dem geschilderten Typus abweichen. Günther und Deckert (1955, 1959) haben gezeigt und diskutiert — Kampff (1961) bestätigte in seiner Arbeit ihre Aussagen — daß in einigen Familien und Familienreihen urtümlicher Teleostier (Characiniden, Stomiatoidea, Haplomi) die mit der Steigerung der Splanchnokinetik gekoppelten Nachteile für die Funktion des Viscerocraniums kompensiert worden sind durch Sonderentwicklungen, die offenbar primär am „Maxillarapparat“ und seinen Möglichkeiten vorbei führten.

Hier soll nun ein Vertreter der höher spezialisierten Teleostier, der Acanthopterygii (Perciformes), auf seine viscerocranialen Funktionen hin untersucht werden, der ebenfalls einen besonderen, nämlich den für die Knochenfische nach dem Gesagten höchst überraschenden, trophobiologischen Lebensformtypus des Durophagen darstellt. Es ist dies *Anarrhichas lupus* L. (Anarrhichadidae, Blennioidae), der Katfisch der Hochseefischer. Für seinen Nahrungserwerb als Fresser harter Schalthiere muß *Anarrhichas* als ethmohyostyler Teleostier erneut vielleicht einen beißtüchtigen Oberkiefer und zum wenigsten einen druckfesten Gaumen erlangt haben. Die Lösung dieses adaptiogenetischen Problems und die Frage nach den funktionell-anatomischen Voraussetzungen für die Entwicklung der Durophagie bei *Anarrhichas lupus* soll in der vorliegenden Arbeit untersucht werden.

Die Grundlage einer Analyse des Kiefermechanismus von *Anarrhichas lupus* und den zum Vergleich herangezogenen Blenniiden bildet eine osteologische und myologische Beschreibung der Schädel dieser Fische. Über *Anarrhichas lupus* findet sich eine veraltete und völlig unbrauchbare Beschreibung bei Crisp (1853), eine Schädel-

skizze von *Anarrhichas* und *Blennius* bei Gregory (1933) und Angaben über die Muskulatur beider Fische bei Dietz (1914/21) und van Dobben (1937). Die Arbeit von Dietz ist rein vergleichend-anatomisch, die von van Dobben vor allem funktionell-analytisch orientiert. Meine eigenen Befunde weichen zum Teil erheblich von den Angaben beider Autoren ab. Die Darstellung — es sind sehr knappe Angaben des Kiefermechanismus von *Anarrhichas lupus*, die van Dobben gibt — ist in vielen Fällen augenscheinlich nicht richtig.

II. Material und Methodik

Das Material für die vorgelegten Untersuchungen bestand aus 20 *Anarrhichas lupus* L., 3 *Anarrhichas minor* Olafs. (*Anarrhichas pantherinus* Zouiew), dem Schädeldach eines *Anarrhichas latifrons* Steenstr. (*Lycichthys denticulatus* Kr.), 8 *Blennius gattorugine* Brünn, 4 *Blennius ocellatus* L. und 5 *Blennius sanguinolentus* Pall. (*Blennius pholis* Risso). Als Bestimmungsliteratur dienten Band 2 des Handbuchs der Seefischerei Nordeuropas (Ehrenbaum), Band 6 der Tierwelt der Nord- und Ostsee (Kyle und Ehrenbaum), die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten (Luther und Fiedler) und Band I der Fauna et Flora Adriatica (Soljan).

Für eine funktionelle Analyse myologischer und osteologischer Befunde, die eine Fehldeutung weitgehend ausschließt, ist eine möglichst vollständige und detaillierte Orientierung über die Lebensweise des untersuchten Fisches von größtem Wert. Gemeint ist die Beobachtung in der Natur und im Aquarium, verbunden mit der Frage: Wie kommen solche Leistungen zustande? Die Beobachtung des lebenden Tieres bietet den Vorteil, daß am toten Objekt gefundene Mechanismen auf ihre richtige Deutung hin überprüft werden können. Da für die vorliegende Untersuchung ausschließlich Frischmaterial und entsprechend günstige Beobachtungsmöglichkeiten im Neapler und Berliner Aquarium zur Verfügung standen, konnten Lebend-Beobachtungen befriedigend mit der funktionellen Analyse anatomisch-morphologischer Befunde verbunden werden.

Der Sektion des Schädels ging eine Untersuchung des Mageninhalts voraus. Bei *Anarrhichas lupus* wurde besonders auf die Form der zertrümmerten Panzer der Beutetiere geachtet. Die Präparation des Schädels erfolgte im unfixierten Zustand, mit Ausnahme von *Blennius sanguinolentus*. Da es sich bei der Untersuchung um Frischmaterial handelte, ließen sich die Muskeln und Bänder noch sehr gut auf ihre Funktion hin überprüfen. Fütterungsversuche in Aquarien fanden sowohl bei *Anarrhichas lupus* als auch bei *Blennius* zur Kontrolle der funktionellen Rückschlüsse statt. Die Abbildungen entstanden direkt vom Präparat, die Proportionen wurden mittels Lineal und Stechzirkel festgehalten. Die Blenniiden wurden in der Küstenzone der Insel Ischia beobachtet und gefangen, in Aquarien gehalten und nach Bedarf entnommen. Ein lebender und gesunder *Anarrhichas lupus* konnte im Berliner Aquarium beobachtet werden. Mit Katfischen aus der Barentssee versorgte mich in großzügiger Weise Herr Dr. G. von Wahlert. Ihm und dem Herrn Direktor des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Herrn Prof. Dr. H. Friedrich, möchte ich für die gewährte Hilfe meinen Dank aussprechen. Herzlich danken möchte ich vor allem

Herrn Prof. Dr. C. F. Werner (Leipzig) für die Anregung zu dieser Arbeit, Herrn Prof. Dr. K. Günther (Berlin), der mir bei ihrer Ausführung mit Rat und Tat zur Seite stand, Herrn Prof. Dr. W. Ulrich für die Gewährung eines Arbeitsplatzes am Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin und der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die mir einen Studienaufenthalt an der zoologischen Station Neapel ermöglichte.

III. Angaben über die Lebensweise, Nahrung und Nahrungsaufnahme

Anarrhichas lupus gehört zur Familie der Anarrhichadidae, zur Unterordnung der Blennioidei und zur Ordnung der Perciformes. Der Katfisch ist ein Bewohner kalter und mäßig tiefer Nordmeere, kommt aber auch in der Nordsee bis zur französischen Küste vor. Die kalten Nordmeere werden allerdings bevorzugt. Seine Größe schwankt bei erwachsenen Tieren zwischen 1 und 1,50 m. Offenbar an keine bestimmte Tiefe gebunden, wandert er von Flachmeeren in tiefere Meeresteile und umgekehrt. Er wird in der Barentssee in 450 m Tiefe gefangen und auch in der relativ flachen Nordsee. Sein Körper ist muränenartig, nahezu walzenförmig und nimmt vom mächtigen Kopf an langsam zum Schwanz hin an Umfang ab. Die Schwimmblase und die Bauchflossen fehlen, der Rücken und die Bauchpartie hinter dem After haben einen durchgehenden Flossensaum. Im Aquarium (Bremen, Bremerhaven, Helgoland und Berlin) gehaltene Exemplare schwammen schlängelnd und lagen meist träge am Boden. Daß sie dem Benthos angehören, ist aus ihrer Körperform und dem Mageninhalt, d. h. ihrer Nahrung, ersichtlich. Der Magen der untersuchten Tiere aus der Barentssee enthielt zertrümmerte Krebspanzer, Panzer von Echinodermen und seltsamerweise keine Muschelschalen. Bei Beobachtungen im Berliner Aquarium zeigte sich, daß die Fische die offenbar recht scharfen und spitzen Bruchstücke der Muschelschalen wieder ausspeien. In ihrem Gaumen fanden sich auch viele Stacheln des Polychäten *Aphrodite*. Gerlach (1950) gibt an, daß bei Island hauptsächlich *Cyprina islandica*, die große Kuhmuschel gefressen wird. Herr Holtmann, der Leiter des Helgoländer Aquariums, bestätigte das, indem er mir berichtete, daß die dort gehaltenen Katfische sogar die dicken Gehäuse der Wellhornschncke geknackt hätten. Ich selbst konnte derartige Leistungen noch nicht beobachten. Es ist sehr schwierig, im Aquarium lebende Katfische zu finden, die so gesund sind, daß sie Muscheln knacken. Höhere Temperaturen als die ihres natürlichen

Lebensraumes schädigen sie außerordentlich. Meistens sterben sie in kurzer Zeit oder sind so stark geschwächt, daß sie nur noch zerschnittene Fische fressen.

Bei der Nahrungsaufnahme (*Mytilus*) lassen sich drei verschiedene Phasen unterscheiden, Tafeln, Bild 1 bis 4. Die erste besteht im Losreißen der Muschel aus einem durch Byssusfäden verkitteten Verband. Die aus dem Maul hervorstehenden, großen konischen Greifzähne werden dafür benutzt. Der Fisch verbeißt sich in den Muscheln und reißt durch peitschende Bewegungen seines Körpers die Muscheln ab. Eine ganz erhebliche Festigung und Sicherung der Praemaxillaria gegenüber der Zug- und Druckbeanspruchung sind die Voraussetzung für eine derartige Leistung. Schließlich wird das herausgerissene Muschelpaket durch energisches Schütteln des Kopfes in einzelne Muscheln oder Gruppen von 2—3 geteilt. Durch mehrmaliges Ausspeien und Zuschnappen, verbunden mit erneutem Einsaugen, werden die Muscheln in eine günstige Lage gebracht. Das Quetschen setzt ein, (Tafel 2 Bild 3), wenn eine Muschel quer zur Längsachse des Körpers, allerdings mit den Breitseiten der Schalen dorsad und ventrad liegt. Der M. add. mandibulae kontrahiert sich und läßt mächtige, äußerlich sichtbare Muskelbäuche hervortreten. Das Maxillare schiebt sich unter das erheblich laterad gedrückte Lacrimale. Die Processus ascendentes der Praemaxillaria erscheinen dorsal als Buckel vor der Stirn (dem Mesethmoid) infolge ihrer Vertikalstellung. Die Augen scheinen in ihre Höhlen gezogen zu werden. Der ganze Vorgang macht den Eindruck einer gewaltigen Kraftanstrengung. Tatsächlich muß der Fisch nach 5 bis 8maligem Zubeißen eine Ruhepause einlegen, während der die Kiemendeckel heftig arbeiten, um den plötzlich erhöhten Sauerstoffverbrauch wieder zu decken. Danach werden die Schalenbruchstücke wieder ausgespien. Das gilt auf jeden Fall für die Schalen von *Mytilus*. Wahrscheinlich verhält sich *Anarrhichas lupus* im Freien genau so, denn im Magen der in der Barentssee gefangenen Katfische fand ich seltsamerweise in keinem einzigen Falle Muschelschalen. Wahrscheinlich sind die Ränder der zerbrochenen Muschelschalen zu scharf und würden die Darmwände verletzen.

Die drei Blenniusarten *Blennius ocellatus*, *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* gehören zur Familie der Blenniiden, zur Unterordnung der Blennioidei und zur Ordnung der Perciformes. Es sind kleine Fische von 10—15 cm Länge. Der größte ist

Tafel 1

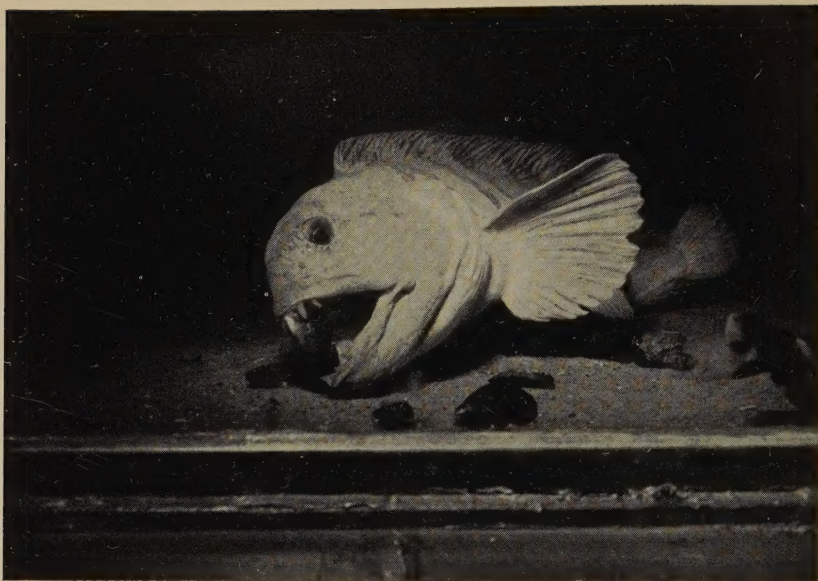


Bild 1

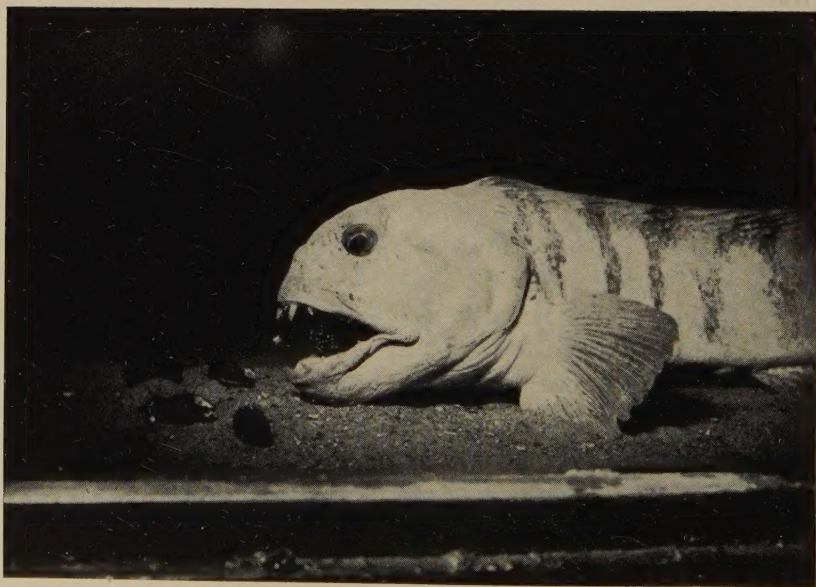


Bild 2

Tafel 2



Bild 3



Bild 4

Blennius ocellatus. Abgesehen von verschiedenen Hautanhängseln über der Nasen- und Augenregion und den kehlständigen Bauchflossen, gleichen sie außerordentlich in der Gestalt den Anarrhichidae. Die Blenniiden sind etwas schlanker. Sie bewohnen die flachen Wasserschichten der Küstenzone, des Mittelmeeres, des Schwarzen Meeres und der äquatorialen Breiten des Atlantik. Auch ihnen fehlt eine Schwimmblase. Wie die Katfische gehören sie dem Benthos an. *Blennius sanguinolentus* und *Blennius gattorugine* leben zwischen Steinen und in kleinen Höhlen. Beide wurden unter Wasser im Meer beobachtet, *Blennius ocellatus* dagegen nicht. Alle Exemplare dieser Art lieferten Fischer, nach deren Angaben sie sich in größeren Tiefen aufhalten. Die Nahrung aller drei Blenniiden ist völlig unspezifisch. Der Mageninhalt der untersuchten Tiere bestand stets aus der Nahrung, die alle zum Zubeißen befähigten Kleinbrockenschlinger aufnehmen. An festen Bestandteilen wurden im Magen der Tiere vorwiegend die Reste von Garnelen, Pagurus, Ophiuroideen und unbeschädigte kleine Schneckengehäuse mit Einsiedlerkrebsen gefunden. Es sei betont, daß dies auch für *Blennius sanguinolentus* gilt, obwohl Nikolski (1957) schreibt, *Blennius sanguinolentus* fresse Algen der Uferzone. Im Zusammenhang damit sei sein Maul an diese Nahrung angepaßt. Über das Wie bringt Nikolski keine Angaben.

Bei der Nahrungsaufnahme der *Blennius*-arten waren keine Besonderheiten zu beobachten. Die Beutetiere wurden durch plötzliches Öffnen des Maules eingesaugt. Auch abgebissene — oder besser: abgerissene — Teile mariner *Polychäten*, durch Steine zertrümmerte *Balaniden*, *Patellen* und *Echiniden* wurden ohne vorheriges Quetschen oder Kauen verschlungen.

Formen mit solch unspezialisierter Nahrungsaufnahme sind für die Frage nach dem Ursprung der Durophagie von Anarrhichas, wie weiter unten gezeigt werden soll, von besonderem Interesse.

IV. *Anarrhichas lupus* L., der Seewolf oder Katfisch

a) Osteologie

Das Neurocranium (Abb. 1 A, 1 B, 2 A, 2 B, 3 A, 5, 10, 11)

Von den drei mechanischen Aufgaben, die das Neurocranium zu erfüllen hat — nämlich Aufhängevorrichtung für das Viscero-

cranium, keilförmiger Wasserzerteiler und Schutz der Sinnesorgane und des Gehirns zu sein — ist für unsere Untersuchung vor allem die erste Aufgabe wichtig.

Im allgemeinen haben die Fische schlanke Schädel, die sich wegen ihrer keilförmigen Gestalt gut als Zerteiler der Wassermassen eignen. Fische mit solchen Schädeln besitzen einen stromlinienförmigen Körper und sind ausdauernde Schwimmer. Die äußere Form

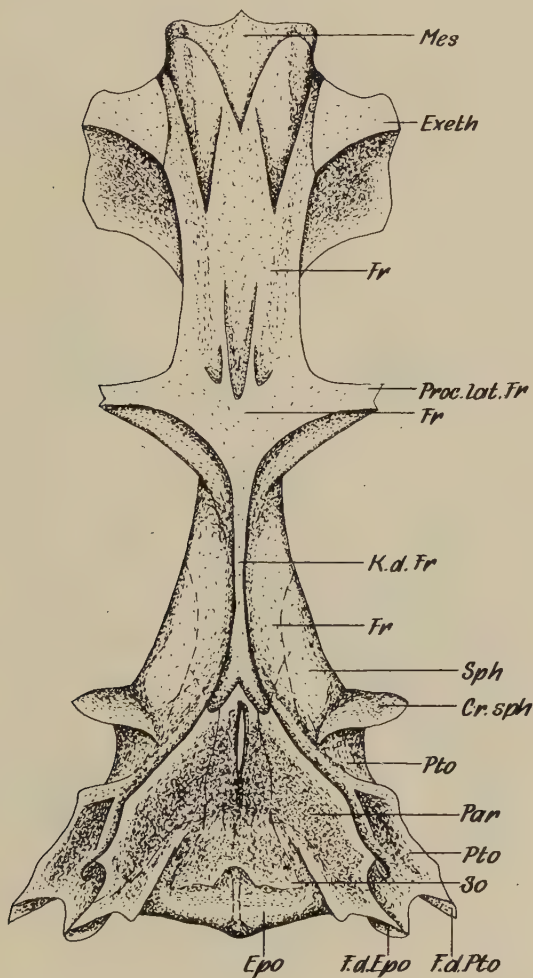


Abb. 1 A. *Anarrhichas lupus*; Neurocranium; von oben

des Schädels von *Anarrhichas lupus* zeigt, daß bei ihm eine andere Komponente betont ist. Das Verhältnis Länge : Breite : Höhe seines Neurocraniums beträgt 2:1,3:1, d. h. der Schädel ist besonders im Praeorbitalbereich gestaucht und verkürzt, daneben in der Vertikalen steil erhöht und zwar durch den Bau seiner im übrigen massigen Knochenelemente, nicht etwa durch Fetthöcker, wie sie manchen Fischen zukommen. Hervorgehoben durch konstruktive Besonderheiten sind vier Bezirke des Neurocraniums: Die Praeorbitalregion, die Basis der Orbita, die Postorbitalregion und die Occipitalregion.

An der Gestaltung der Praeorbitalregion beteiligen sich der Vomer, das Mesethmoid, die beiden Exethmoidalia und das unpaare, einheitliche Frontale. Der Vomer und das Mesethmoid bilden frontal eine steile Abbruchfläche, so daß die Spitze des Neurocraniums wie abgehackt erscheint. Am Mesethmoid befinden sich, median durch eine Erhabenheit getrennt, zwei transversale und etwa senkrecht zur Körperlängsachse stehende Gleitflächen für die Processus ascendentes der Praemaxillaria. Lateral begrenzende Ränder der Gleitflächen sind ein wenig erhöht. Sie wirken als Führungsleisten der Praemaxillaria. Dorsal liegen dem Mesethmoid zwei Flügel des nahtlos einheitlichen Frontale auf. Ventral ist das Mesethmoid mit dem Vomer verwachsen. Dieser besitzt frontal zwei

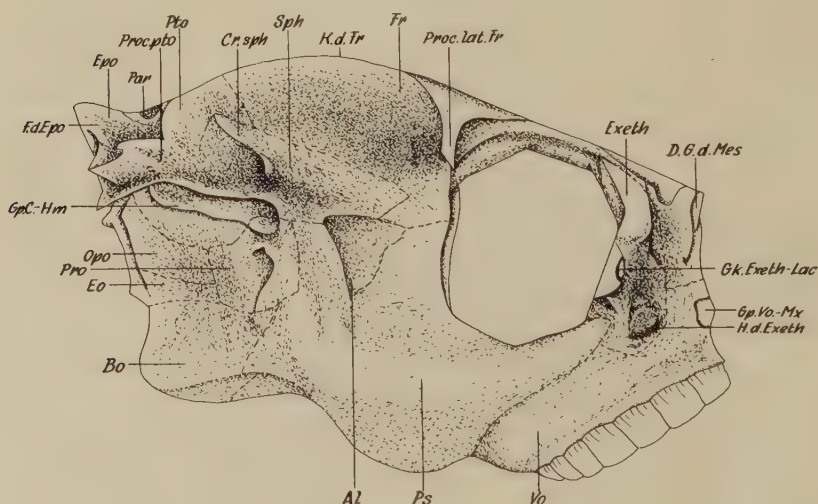


Abb. 1 B. *Anarrhichas lupus*; Neurocranium; von der Seite

Gelenkpfannen, in denen die Maxillaria artikulieren. Latero-dorsal verbreitert sich der Vomer ein wenig für seinen Ansatz am dorsalen Widerlager der seitlich weit ausladenden, stabilen Exethmoidalia. Dorsal haben diese eine breite Fläche ausgebildet, die sie gegen das Frontale abstützt. Dicht über der Verwachsungslinie mit dem Vomer sitzt beiderseits ein Höcker mit ventro-laterad gekehrter Fläche. Sie ist von einem dicken Knorpelpolster überzogen. Dem Höcker gegenüber liegt ein Knochenwulst des Palatins. Höcker und Knochenwulst bilden das Cranio-Palatinalgelenk.

Die verkürzte Praeorbitalregion macht den Eindruck einer mächtigen Säule, deren tragende Elemente der Vomer und die Exethmoidalia sind. Die Säule leitet den Quetschdruck der Mandibel dorsad und um das Auge herum (Abb. 19 A).

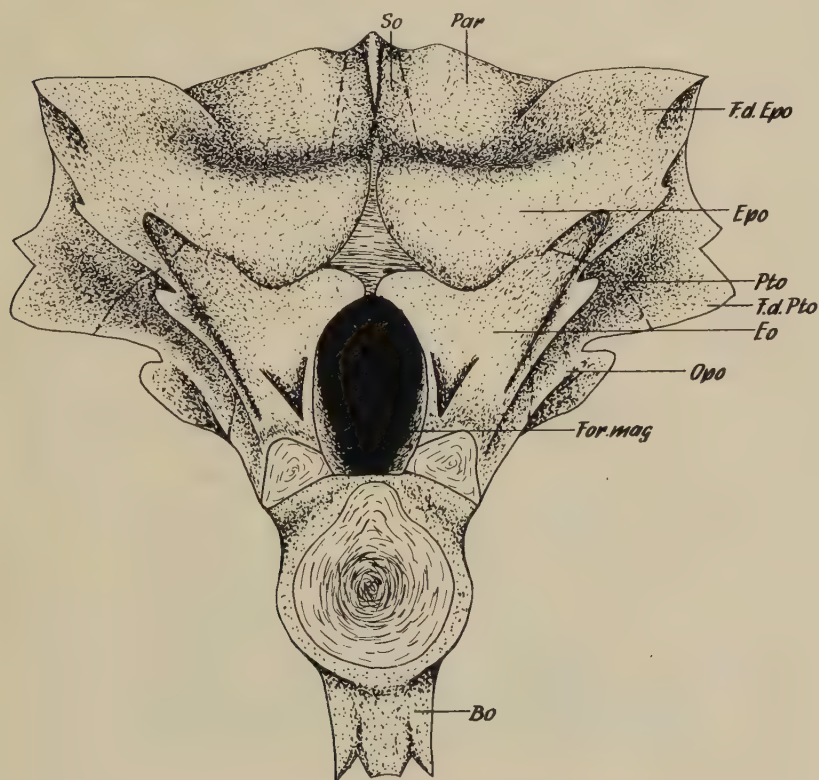


Abb. 2 A. *Anarrhichas lupus*; Neurocranium; von hinten

In der Einleitung wurde auf die allgemeine, funktionelle Problematik des Viscerocraniums der Teleostier hingewiesen. Sie ergibt für den durophagen *Anarrhichas lupus* die Frage, wie hier der Verlust der Beißtüchtigkeit des „neuen“ Oberkiefers und der des druckfesten Gaumens mit den konstruktiven Gegebenheiten der „modernen“ Teleostier kompensiert, wie hier eine druckresistente Basis der Orbita und darüber hinaus ein besonders druckfester Gaumen geschaffen worden ist. Das Problem ist durch eine für die ethmohystylen Teleostier völlig neue Konstruktion des Mundhöhlendaches gelöst. Dies wird nicht mehr nur vom Parasphenoid gebildet, schon gar nicht von den Pterygoiden, sondern als „Kiefergaumen“ (vgl. S. 358) nur noch vom weit caudad erstreckten und mächtig verbreiterten Vomer und von den — später zu besprechenden — Palatina. Der sehr breite und stumpfe Kiel des Vomer ist von einer Doppelreihe breiter Pflasterzähne besetzt (Abb. 1 B, 2 B, 3 A, 3 C, 11: Vo). Das dorso-caudale, schmale Heck ist fest in zwei langgestreckte Kerben des darüber liegenden Parasphenoides eingeklebt. Eine mediale, ventrad orientierte Crista des Parasphenoids (Abb. 3 B, med Cr Ps.) schiebt sich von oben her in den Körper des Vomer hinein, so daß eine innige Verzahnung erreicht wird. Rostral ist der Vomer mit den Exethmoidalia verwachsen. Die Zahnreihe des Vomer steigt rostral im Vergleich zur Längsachse des Schädels ein wenig an. Der funktionelle Vorteil dieser Stellung soll weiter unten beleuchtet werden. Mit der Verkürzung und Stauchung des praeorbitalen Bereiches ist der Vomer suborbital verlagert und mit seiner mächtigen und massiven Entwicklung ist bei *Anarrhichas lupus* wieder ein druckfester Gaumen und eine druckunempfindliche Basis der Augenhöhle geschaffen worden. Der beim Freßakt auf den Vomer ausgeübte Druck wird durch die Säulenkonstruktion der Praeorbitalregion und besonders von dem gewaltigen Parasphenoid aufgefangen und um die Orbita herum geleitet (Abb. 19 A).

In der Regel ist das Parasphenoid bei Teleostiern ein langgestreckter, ganz schmaler Knochen, der die Basis der Augenhöhle und des gesamten Neurocraniums bildet. Caudal ist ihm das Basisoccipitale aufgelagert und rostral unter ihm der Stiel des Vomer befestigt. Das Köpfchen des Vomer begrenzt frontal die Basis des Neurocraniums. In Lage und Gestalt weicht das Parasphenoid von *Anarrhichas lupus* (Abb. 3 B) erheblich von den beschriebenen Verhältnissen ab. Außerdem ändern sich im Laufe der Individualent-

wicklung vom jungen zum adulten Exemplar die Proportionen des Parasphenoids genau so wie beim Vomer, zusammen damit auch einige andere des Neurocraniums, besonders der Orbita und der postorbitalen Region. Die Proportionsverschiebungen stehen im Zusammenhang mit der Leistungssteigerung des Quetschgebisses bei den adulten Tieren im Vergleich zu den jungen. Bei *Anarrhichas*

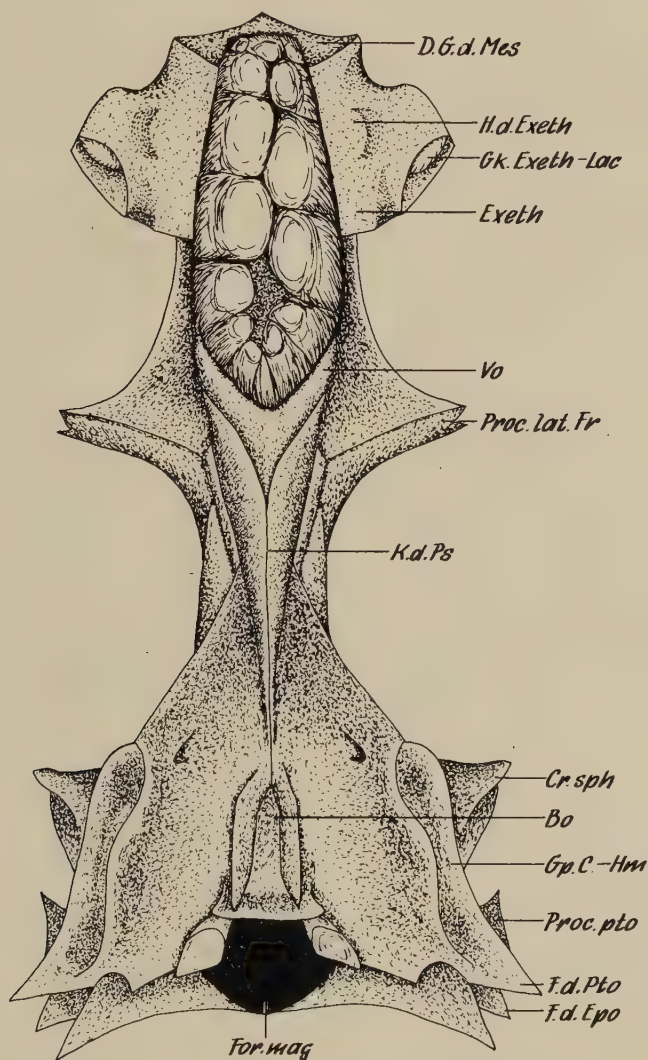


Abb. 2 B. *Anarrhichas lupus*; Neurocranium; von unten.

lupus hat das ventrad tief gekielte Parasphenoid einen rostralen, einen caudalen und einen dorsalen Ast (Abb. 3 B). Die dorsale, breite Knochenlamelle des rostralen Astes bildet die ventrale Begrenzung der Augenhöhle. Zwei von ihr, der dorsalen Knochenlamelle, ausgehende, senkrecht nach unten ziehende Knochenwände, vereinigen sich zu dem langen ventralen Kiel des Parasphenoids. Zwischen ihnen befindet sich eine genau in der Medianen stehende, senkrechte Crista, die von oben her in den Körper des Vomer hineinreicht. Der dorsale Ast teilt sich an seiner Basis in zwei laterale, dorsad divergierende Lamellen, deren rostrale Kanten die Augenhöhle caudad begrenzen. Beide Äste, der dorsale und der rostrale, stehen in einem rechten Winkel aufeinander.

Mächtig entwickelt ist auch der postorbitale Bezirk des Schädels von *Anarrhichas lupus*. Hier ist eine außerordentlich große Ansatzfläche für den Muculus adductor mandibulae ausgebildet. Diese Fläche formen jederseits das Frontale, Para-, Alisphenoid, Sphenoticum und Parietale (Abb. 1 B). Das nahtlos einheitliche Frontale reicht von der Spitze des Neurocraniums aus weit caudad. Seine dorsad die Augenhöhle abschließende vordere Hälfte ist ein breites, massives Dach, die postorbitale Hälfte läuft in einem kräftigen, dorsalen Kamm aus. Auf jeder Seite des Frontale befindet sich ein lateraler Processus und eine ventrale Knochenlamelle. Auf den lateralen Processus zieht die Ansatzfläche der Muskulatur mit einer rostralen Ausbuchtung hinauf bis auf die Dorsalseite. Der dorsale Kamm (Abb. 1 A u. B, K d Fr) ist so schmal, daß die Muskelwülste der Portion A₃ des Musculus adductor mandibulae beider Seiten sich berühren. Von der Höhe des Kammes fallen die lateralen Flächen anfangs konkav, weiter ventrad konvex schräg ab. Mit dieser Ausbildung werden die Flächen für den Muskelansatz vergrößert. Die ventralen Knochenlamellen des Frontale berühren die weit dorsad reichenden Knochenlamellen des Parasphenoid und die Sphenotica. Das recht kleine Alisphenoid (Abb. 1 B, Al) ist aus der Orbitalregion caudad verdrängt worden. Es sitzt caudal zwischen dem Frontale, dem Parasphenoid und dem Sphenoticum. Diese Konstruktion gewährleistet vielleicht eine bessere Stabilität der Orbita des Schädels, da eine der beiden Nahtstellen, dorsad und ventrad zwischen dem Frontale, dem bei *Anarrhichas* caudad verschobenen Alisphenoid und dem Parasphenoid, eingespart wird. Die Orbita wird auf diese Weise caudad nur noch von zwei Knochen mit

einer Nahtstelle zwischen ihnen begrenzt. Das bei *Anarrhichas lupus* ziemlich große, konvexe Sphenoticum ist dorso-ventrad gestreckt. Das Cranio-Hyomandibulargelenk wurde dadurch ventrad verschoben. Sicher hängt das auch mit der Tendenz zur Vergrößerung des Ursprungsgebietes des *Musculus adductor mandibulae* zusammen. Im gleichen Zusammenhang ist wahrscheinlich ebenfalls die die rostro-caudale Streckung des Sphenoticums zu verstehen und die Ausbildung einer *Crista sphenotici*. Da eine solche *Crista* bei den übrigen Perciformes nicht vorzukommen scheint, oder höchstens als schmaler *Processus* vorhanden ist, muß sie ebenfalls als Mittel zur Oberflächenvergrößerung der postorbitalen Region gedeutet werden. Vergleiche mit den Blenniiden weisen darauf hin. Alle an der Bil-

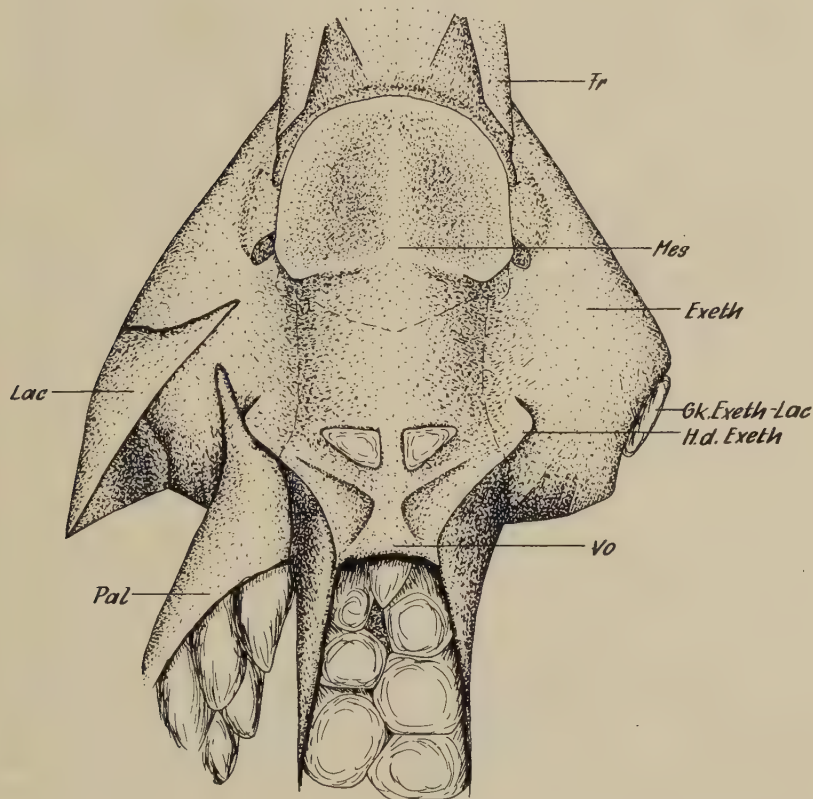


Abb. 3 A *Anarrhichas lupus*; das Neurocranium mit dem Palatin und dem Lacrimale; von vorn; entfernt sind die Praemaxillaria, die Maxillaria, das linke Lacrimale und das linke Palatin.

dung der postorbitalen Region beteiligten Knochenelemente zeigen wechselnd gewölbte oder eingebuchtete Flächen, so daß ihre ohnehin schon große Oberfläche, d. i. die Ursprungsfläche des *Musculus adductor mandibulae*, erneut vergrößert wird. Ein Vergleich der drei untersuchten *Anarrhichidae* und der drei untersuchten *Blenniiden* beweist, daß diese Ausbildung der genannten Flächen — ihre Undulation und die Entfernung der *Crista sphenotici* vom lateralen *Processus* des *Frontale* — im Zusammenhang mit der sich steigernen Leistungsfähigkeit des Quetschgebisses zunehmen. Wenn die beteiligten Elemente nur vertikal oder schräg gestellte, glatte Flächen besäßen, müßte die Ansatzfläche des *Musculus adductor mandibulae* kleiner bleiben und die resultierende Beißkraft wäre geringer.

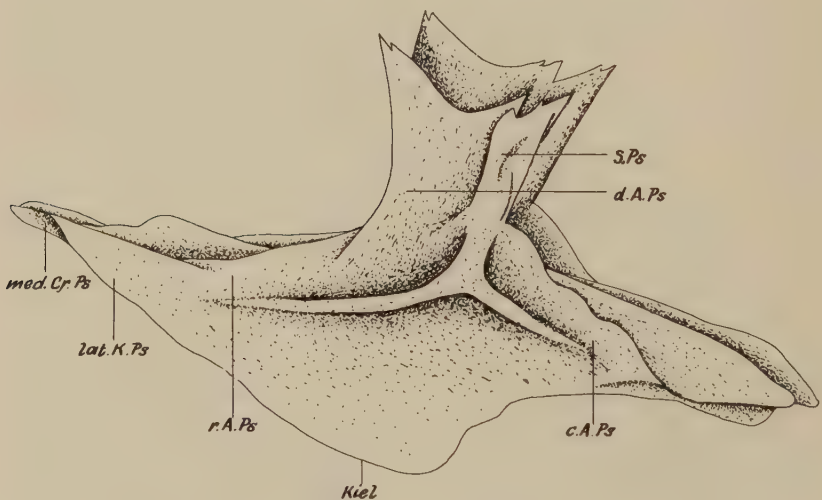


Abb. 3 B. *Anarrhichas lupus*; (junges Exemplar); Parasphenoid; von der Seite und ein wenig von hinten.

Auffallend umfangreich ist auch die caudale Ansatzfläche der epaxonalen Muskulatur in der *Occipitalregion* von *Anarrhichas lupus* (Abb. 2 A). Caudad schließt sich dem dorsalen Kamm des *Frontale* eine nach hinten abfallende Dreiecksfläche an, das Schädeldach des Hinterhauptes. Es wird gebildet von den beiden *Parietalia* und dem *Supraoccipitale*. Mit den *Pterotica* beider Seiten bilden die *Parietalia* an der Berührungsstelle dorsal einen latero-caudad gerichteten Kamm, dessen eine Seite zur postorbitalen An-

satzfläche des Musculus adductor mandibulae und dessen andere zum Schädeldach hin abfällt. Dieses neigt sich in Form der genannten Dreiecksfläche, deren rostrale Spitze am Frontale liegt, im Winkel von 45° zu einer Abbruchlinie dicht über dem Foramen magnum. Die seitlichen Kanten des Dreiecks sind erhöht, d. h. die Grenz-kämme zwischen den Parietalia und den Pterotica neigen sich nicht genau so wie die zwischen ihnen liegende Fläche zum Foramen magnum, sondern laufen beiderseits in einen erhöhten Flügel der Epiotica. Dabei tritt die gleiche Erscheinung auf wie am postorbitalen Ursprungsgebiet des Musculus adductor mandibulae: Das caudad abfallende Schädeldach ist in der Mitte seiner Dreiecksfläche konkav, caudo-ventrad aber konvex gewölbt. Die am äußersten Ende des Schädeldaches ansetzenden Epiotica haben laterad ausgezogene Flügel, mit transversal senkrechten, ebenfalls gewellten Flächen. Zwischen diesen Flügeln findet ein allmählicher Übergang des Schädeldaches in die gleichfalls transversal senkrechte, caudale Abbruchfläche des Hinterhauptes statt. Ventrad von den Flügeln der Epiotica, abgetrennt durch eine Rinne, liegen die lateralen Flügel der Pterotica, ebenfalls transversal senkrecht gestellt. An ihnen und der zu ihnen gehörenden Rinne, die sie gegen die Epiotica abgrenzt, inseriert ausschließlich der bei *Anarrhichas lupus* mächtig entwickelte Musculus trapezius. Weiter ventrad sind die Exoccipitalia ebenfalls stark skulpturiert, so daß auch hier die Ansatzfläche für die Körpermuskulatur vergrößert ist.

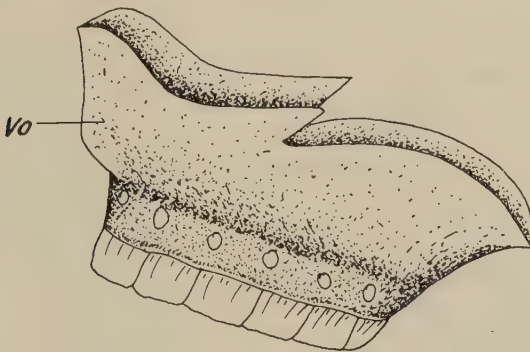


Abb. 3 C. *Anarrhichas lupus*; der Vomer; von der Seite und ein wenig von oben.

Die Tendenz zur Erweiterung der Ansatzflächen der Körpermuskulatur am Neurocranium vom Hinterhaupt auf die Seitenwände

der postorbitalen Region ist am deutlichsten am Basioccipitale zu beobachten. Im Zusammenhang mit dem stark veränderten Bau des Parasphenoids, besonders des weit dorsad reichenden Astes, muß sicher auch die dorso-ventrale Streckung des Basioccipitale gesehen werden. Dieses wird von einem aus der hypaxonischen Muskulatur weit rostrad greifenden Muskelzug als Insertionsfläche benutzt (Abb. 17: *M. hypax*). Durch diese Anordnung vermag die hypaxonische Muskulatur einen weitaus kräftigeren Zug auszuüben, als wenn ihre Insertion nur auf die transversale Rückwand des Hinterhauptes beschränkt wäre.

Der Circumorbitalring (Abb. 4 A, 5, 10)

Die am Neurocranium bereits gewonnenen Befunde über die Vergrößerung der Ursprungsfläche des *Musculus adductor mandibulae* und die Konstruktion druckfester Knochenelemente wieder-

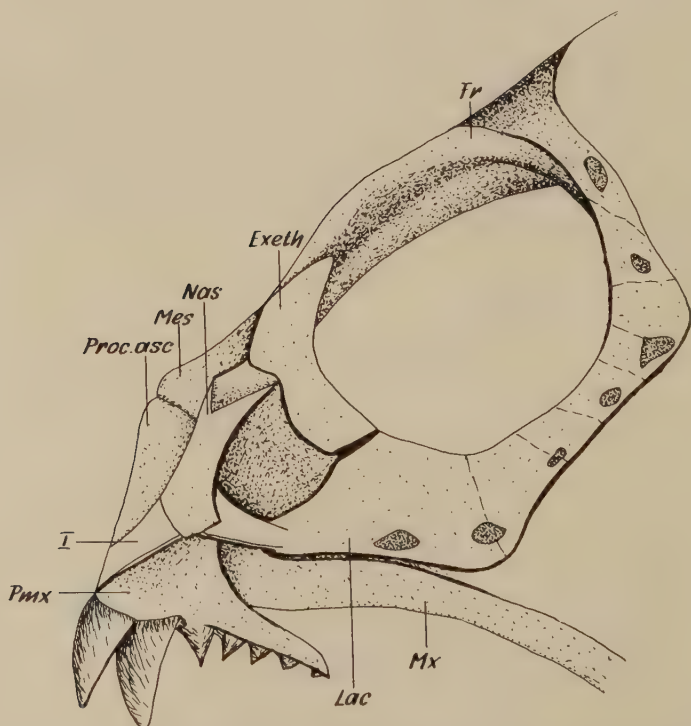


Abb. 4 A. *Anarrhichas lupus*; der Circumorbitalring mit dem Praemaxillare; dem Maxillare und dem Nasale; von der Seite.

holen sich überraschenderweise am Circumorbitalring. Der Circumorbitalring umfaßt 6, bis auf den 5. und 6. recht stabile Knochen von dreikantigem Querschnitt. Der dreikantige Querschnitt dieser Elemente, ein auch in der Technik benutztes Konstruktionsprinzip zur Erhöhung der Stabilität, deutet darauf hin, daß der Circumorbitalring starken mechanischen Belastungen ausgesetzt ist. Im Gegensatz zu den meisten modernen Teleostiern, bei denen die Circumorbitalia untereinander beweglich und oft so dünn sind, daß man sie leicht bei der Präparation übersieht, sind sie bei *Anarrhichas lupus* stabil und starr miteinander verwachsen. Sie bilden einen das Auge schützenden Bogen, der sich syndesmotisch am lateralen Processus des Frontale und mittels eines stark in seiner Exkursionsfreiheit eingesengten Gelenks am Exethmoid befestigt. Infolge der großflächigen Ausbildung des postorbitalen Bereiches ist der Circumorbitalbogen weit von der Crista sphenotici entfernt. Am Lacrimale befindet sich mediad eine Gelenkpfanne, die mit einem zum Exethmoid gehören-

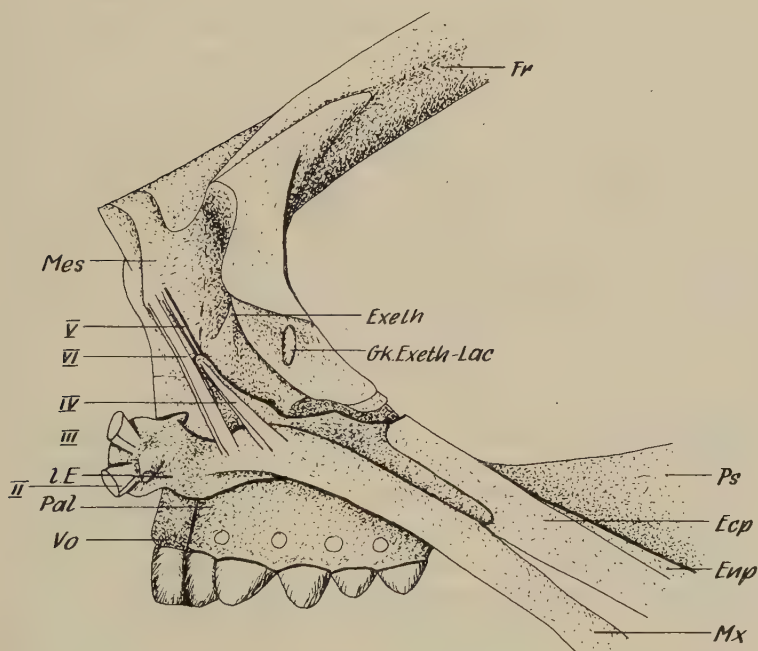


Abb. 4 B. *Anarrhichas lupus*; (altes Exemplar); die Praeorbitalregion des Neurocraniums mit dem Palatin, dem Ectopterygoid und dem Maxillare; von der Seite; entfernt ist das Praemaxillare.

den Gelenkkopf artikuliert. Es handelt sich um ein Eigelenk mit dorso-ventral in einer Sagittalebene stehenden Längsachse (Abb.: 1 B, Gk. E.-L.). Das Gelenk bietet dem Lacrimale zwei Drehmöglichkeiten und zwar um seine lange und um seine kurze Achse. Die Bewegungsmöglichkeiten sind jedoch nur gering, lassen sich aber deutlich am lebenden Tier beobachten und funktionell einwandfrei interpretieren. Die Beweglichkeit des Lacrimale wird eingeschränkt durch seine eigene Form, die dorsal anschließende Circumorbitalspange und verschiedene Bänder. Die ventrale Kante des Lacrimale ist zu einer rostrad orientierten Spitze ausgezogen, die über der dorsalen Wölbung des Maxillare und der Spitze des Processus maxillaris palatini liegt. Infolgedessen würde diese Spitze des Lacrimale bei starker Mediandrehung an die beschriebenen Knochenelemente anstoßen. Caudal schließt sich die starre Spange der Circumorbitalia an. Diese Spange hält durch an ihrer inneren (medianen) Seite festgewachsene Muskelfasern der Portion A₁ des Musculus adductor mandibulae und durch die geringe Exkursionsfähigkeit ihrer dorsalen Syndesmose das Lacrimale fest. Auf dessen Unterseite befindet sich ein ausgedehntes Knorpelpolster, welches ebenfalls am rostralen Abschnitt des Maxillare und am Processus maxillaris palatini ansitzt.

Der bei *Anarrhichas lupus* so überraschend feste und starre Circumorbitalbogen hat folgende funktionsmechanischen Aufgaben zu erfüllen: Schutz des Auges, Ableiten des lateralen Partialdruckes der Palatina, Ansatz zu bieten für die rostralen Fasern der Portion A₁ des Musculus adductor mandibulae und Sicherung der Praemaxillaria und Maxillaria gegen Zug- und Druckkräfte.

Der erste Kieferbogen und der Kieferstiel (Abb. 4 A, 4 B, 5, 8, 9, 10)

Bei den phylogenetisch frühen Osteichthyes waren das Maxillare und das Praemaxillare als beißkräftiger „neuer“ Oberkiefer starr in die dermalknöcherne Schädelkapsel eingebaut. Die rezenten Teleostier haben sie verloren und damit für beide Knochenelemente des „neuen“ Oberkiefers ein festes dorsales Widerlager, außer an der rostralen Spitze der Praemaxillaria. Der evolutive Fortschritt der Teleostier bestand ja gerade in der Auflösung der dermalknöchernen Kopfkapsel und in der daraus resultierenden gesteigerten Splanchnokinetik. Die meisten Entwicklungslinien der Teleostier schränkten daraufhin die Greif- und Beißfunktion der Kiefer — unter dezidiert Rostrad-Ventradrichtung des Kieferstieles — auf die rostrale Spitze des Praemaxillare und des Dentale ein. Damit verlor das Maxillare seine Funktion als beißendes und greifendes Element, schied vielfach — so bei den Perciformes — aus dem Mundrande ganz aus und vollzog einen Funktionswechsel. Es wurde zum Hebel, auf den beim Vorgang des Mundöffnens an verschiedenen Stellen Kräfte einwirken, die zum Ausstülpfen des Praemaxil-

lare und zur Entfaltung seitlicher Hautflächen führen, die als „Wangen“ den geöffneten Mundwinkel seitlich schließen („Maxillarmechanismus“, Hofer 1945). Im Zusammenhang mit der veränderten Funktion des Maxillare wurde das Praemaxillare meist caudad verlängert. Das Resultat dieser Entwicklung sind die heutigen maxillarkinetischen Teleostier, die größtenteils ihre Nahrung mit dem Sog des Atemwassers einschwemmen, ohne sie noch mit den Kiefern ergreifen zu müssen (Günther 1953).

Anarrhichas lupus nimmt auch bezüglich seiner Maxillarelemente eine Sonderstellung ein. Zwei unbezahnte Maxillaria — aus der Mundrandbegrenzung ausgeschieden und dorsad von den seitlichen Partien der Praemaxillaria gelegen — und zwei bezahnte Praemaxillaria sind voll ausgebildet, die Praemaxillaria sogar recht groß und stabil. Die Maxillarkinetik ist jedoch — zweifellos sekundär — erheblich eingeschränkt. Jedes Praemaxillare besitzt einen säulenartig, vertikal zur Körperlängsachse aufsteigenden Processus ascendens (Abb. 4 A, 5, 10: Proc asc). Die Processus articulares und maxillares fehlen. Die beiderseitigen Praemaxillaria sind in der Medianen syndesmotisch straff miteinander verbunden. Caudad und dorsad artikulieren die processus ascendentes mit einer transversal senkrechten Druck- und Gleitfläche des Mesethmoid (Abb. 1 B). Als Polster sind eiförmige Knorpel in die der Druck-Gleitfläche proximale Wand der Processus ascendentes der Praemaxillaria eingelassen. Zwischen dem Praemaxillare und dem Vomer befindet sich das rostrale Ende des unbezahnten Maxillare. Das Maxillare ist eine nahezu drehrunde, dorsad gebogene Knochenspange (Abb. 4 A, 4 B, 5, 10, 8 A: Mx). Sie liegt dem Palatin auf und reicht caudad bis zum Processus coronoideus der Mandibel. Die im rostralen Abschnitt besonders starke Dorsadkrümmung ist ein recht günstiges Konstruktionsmoment gegenüber einer dorso-ventralen Druckbeanspruchung. Denn nicht nur der vom lateralen Teil des Praemaxillare ausgeübte Druck wirkt auf das Maxillare ein, sondern auch der recht erhebliche Zug der Portion A₁ des Musculus adductor mandibulae drückt im rostro-lateralen Bezirk die Maxillarspange kräftig an den Processus maxillaris palatini und unter das Lacrimale (Abb. 4 A). Eine dorsad gebogene Spange ist einer solchen Belastung viel besser gewachsen als eine gerade. Die funktionell vorteilhafte Dorsadkrümmung der Maxillarspange führte vielleicht zusammen mit der eigenartigen Schaltiernahrung — die Mundränder müssen stabil und widerstandsfähig sein gegenüber den scharfen Kanten der zertrümmerten Panzer der Nahrungstiere; die übliche dünne Haut genügt hierfür nicht — zur Ausbildung des ventralen, dicken Bindegewebe-

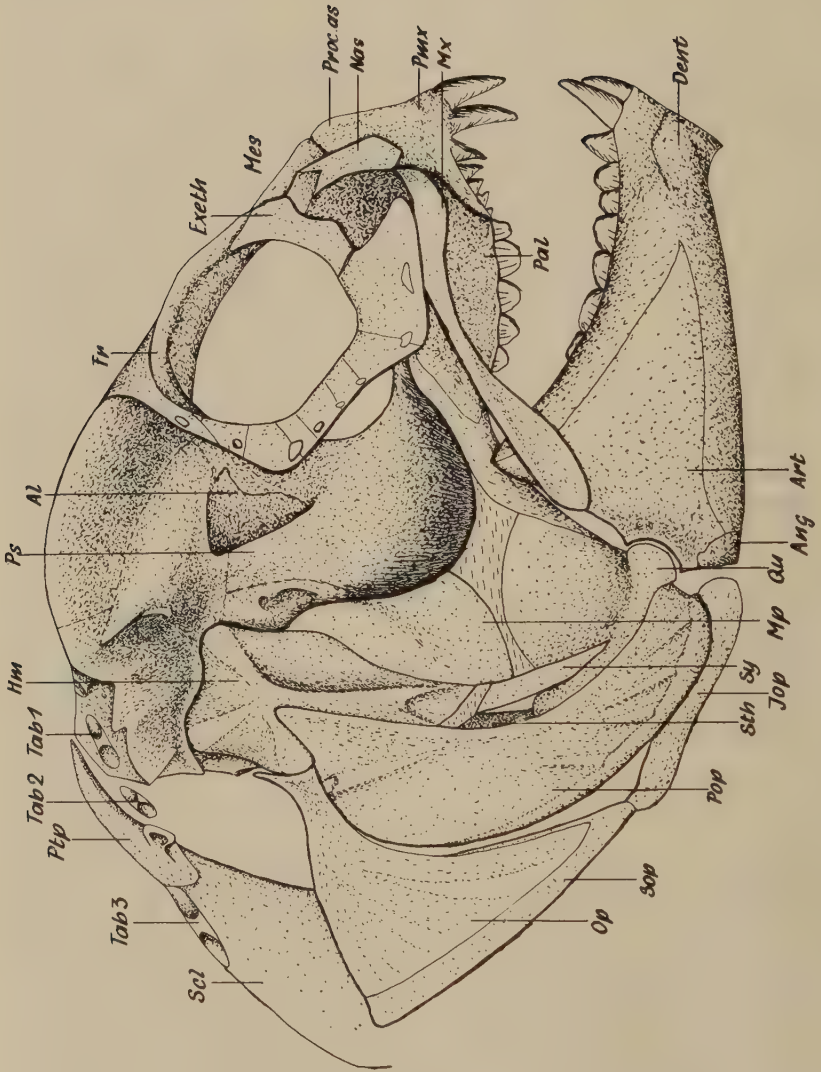


Abb. 5. *Anarrhichas lupus*; der gesamte Knochenschädel; von der Seite.

stranges zwischen den caudalen Enden des Praemaxillare und des Maxillare (Abb. 7). Die zwischen diesem Bindegewebestrang und der Maxillarspange befindliche Haut wirkt bei der Aufnahme und dem Ansaugen der Muscheln als Partialwange. Das rostrale Ende des Maxillare (Abb. 4 B) ist verbreitert und trägt zwei Gelenkköpfe. Der mediale artikuliert am Vomer, der laterale an der Innenseite des Praemaxillare. Der laterale Gelenkkopf hat auf seiner Unterseite eine kurze Rinne, in der die Sehne A_1 ansitzt. Irgendwelche Dorne, Fortsätze oder Gabeln, die häufig die Maxillaria maxillarkinetischer Formen auszeichnen, fehlen dem Maxillare von *Anarrhichas*. Nur eine löffelartige Erweiterung (Abb. 4 B: 1 E) zwischen den beiden rostralen Gelenken ist noch vorhanden. Ihre Oberseite dient einerseits zwei Bändern (II, III) zwischen dem Maxillare und dem Praemaxillare als Ansatz und andererseits bewirkt ihre Drehung, infolge der Absenkung des caudalen Maxillarendes, eine geringe Dislozierung des Praemaxillare. Das caudale Ende der Maxillarspange ist seitlich komprimiert. Zwischen seiner Innenseite und der Mandibel ist das beim Öffnen und Schließen des Maules wichtige Lig. mandibulo-maxillare anterius (van D o b b e n 1937) befestigt. Auch hier ist wegen der starken Beanspruchung nicht ein „normales“ Band ausgebildet, sondern eine großflächige ligamentartige Bindegewebsmasse. Das Lig. primordiale, auch Lig. mandibulo-maxillare posterius genannt, fehlt dem *Anarrhichas lupus*.

Der Kieferstiel ist bei *Anarrhichas lupus* außerordentlich stabil. Die Hyomandibula, mittels derer der Kieferstiel am Neurocranium artikuliert, besteht aus einer dorsalen, beinahe rechteckigen Fläche und einem breiten ventralen Stiel (Abb. 5, 8: Hm). Drei Gelenkköpfe sind an den Kanten der dorsalen Fläche ausgebildet, ein dorso-rostraler, ein dorso-caudaler und ein ventro-caudaler. Dieser artikuliert mit dem Operculare, die anderen beiden mit dem Neurocranium. Vom dorso-caudalen Gelenkkopf aus zieht eine von Knorpel bedeckte Kante rostrad, erreicht aber nicht den dorso-rostralen Gelenkkopf. Der ventrale Stiel der Hyomandibula trägt eine Crista (Abb. 5, 10: Cr Hm). An ihrer rostralen, transversal-senkrechten Fläche inseriert der Musculus levator arcus palatini. Die Massivität des Kieferstieles und das Gewicht der auf dem Suspensorium befestigten Muskelmassen des Musculus levator mandibulae machen die Ausbildung der Crista und ihrer Insertionsfläche für den Musculus levator arcus palatini verständlich. Die caudale Kante des Stieles der Hyomandibula verwächst starr mit dem größ-

ten Knochen des Suspensoriums, dem Praeoperculare. Seine der Hyomandibula benachbarte Kante besitzt eine dorso-ventral ausgehende Rinne mit kleinen Vertiefungen und Erhabenheiten, die in entsprechende Einrichtungen der caudalen Kante der Hyomandibula eingefügt sind. Dies ist die gleiche Verzahnung, wie zwischen dem Parasphenoid und dem Vomer und sie verleiht der Verwachsung der beteiligten Elemente eine außerordentliche Festigkeit. Denn gerade an der Berührungskante von Praeoperculare, Hyomandibula und dem Quadratum treten Kräfte auf — infolge der Kontraktion der bei *Anarrhichas* enormen Massen des Musculus adductor mandibulae — die das Praeoperculare nach außen drehen. Ein dicker Wulst an der rostralen Kante des Praeoperculare erhöht dessen innere Stabilität. Gleichzeitig versteift dieser Wulst nachhaltig den mittleren, noch relativ viel Knorpel aufweisenden Bezirk des Suspensoriums. Caudal ist das Praeoperculare in breiter Front verlängert, so daß eine große Fläche entstanden ist. Sie wird fast völlig — nur ein schmaler Saum bleibt frei — von der Portion A₂ des Musculus adductor mandibulae als Insertionsfläche beansprucht. Zur Versteifung der knorpeligen Grenzlinie zwischen dem Metapterygoid und dem Quadratum trägt das ins Quadratum eingeschaltete Symplecticum bei, welches sich wie ein Keil von oben her hineinschiebt. Das Metapterygoid, eine breite, gewölbte Knochenlamelle, verwächst caudad mit der Hyomandibula und dem Symplecticum. Es füllt den rostralen Raum zwischen dem Hyomandibulare und dem Quadratum aus. Ventrad schließt sich die lanzettartige Knochenlamelle des Entopterygoid an. Sie versteift, da sie fast das Symplecticum erreicht, die Knorpellinie zwischen dem Metapterygoid und dem Quadrat, indem sie sich von innen her den beteiligten Elementen anlegt. Ein Abknicken des Suspensoriums um die Längsachse dieser Knorpellinie ist nicht möglich, da das starre Praeoperculare keine Bewegung mehr zuläßt. Das Ento- und das Ektopterygoid steigen, fest miteinander verwachsen, steil zum Palatin bzw. Exethmoid hin auf. Rostrad sitzt der Pterygoidspange das Palatin an (Abb. 3 A, 4 B, 5, 8: Pal). Es ist nicht ein schwacher Knochen, der nur die Pterygoidspange verlängert, sondern ein kompaktes und vergleichsweise gewaltiges, dorsoventral und transversal erweitertes Gebilde mit einer doppelten Zahnreihe auf der Gaumenseite. Caudal ist das Palatin rinnenartig eingedellt. In diese Rinne sind gemeinsam das Ekto- und das Entopterygoid eingeschaltet. Die Verwachsungsstelle mit beiden Knochen ist schräg ventrad verlän-

gert. Sie beansprucht ein Drittel der Palatinspange. Durch die Länge der Naht und deren Schrägstellung wird ein, wenn auch nur geringer Teil des auf das Palatin von unten her einwirkenden Druckes an das Suspensorium weiter gegeben. Das Palatin hat einen rostro-dorsad gerichteten Dorn, den Processus maxillaris palatini (Abb. 8: Proc mx pal), an dem zwei zum Mesethmoid und Maxillare ziehende Bänder ansitzen. Beim lateralen Abschnellen des Suspensoriums begrenzt dieser Dorn dessen Bewegungsfreiheit, da er frühzeitig an das Exethmoid stößt. Außerdem erfüllt er eine Aufgabe als Widerlager des Maxillare. Nahe dem Ursprung des Dornes befindet sich auf der Innenseite des Palatins ein mediad vorspringender Knochenwulst (Abb. 3, 8; K Pal). Mittels einer Bindegewebsmasse ist der Wulst in breiter Front mit dem Exethmoid verbunden, genau unter dessen lateralem Höcker. Es handelt sich hier um ein auf Druck beanspruchbares Gleitflächengelenk. Die spezielle Ausbildung des lateralen Höckers am Exethmoid und des Wulstes am Palatin zeigen, daß bei *Anarrhichas lupus* das druckauffangende Moment in diesem Gelenk besonders betont ist. Der an diesem Gelenk auftretende rostrad gerichtete Schub (Petersen 1914) als zwangsläufige Folge der Dilatation des Suspensoriums, ist nur schwach bemerkbar. Dieser rostrad gerichtete Schub beruht auf der Achsendivergenz der beiden Suspensorialgelenke am Neurocranium. Je stärker die Längsachsen der Articulatio ethmo-palatina und des Cranio-Hyomandibulargelenks divergieren, desto stärker ist dieser Schub. Dabei findet eine schraubenförmige Drehung der palatinalen Gleitfläche über die rostro-laterale Kante des Exethmoid statt. Das sonst bei den Teleostiern vorhandene Ligament zwischen dem Palatin und dem Exethmoid und Vomer besteht bei *Anarrhichas lupus* aus einer umfangreichen Masse sehr festen bandartigen Bindegewebes. Dadurch wird vor allem rostral eine enge und sehr feste Anbänderung des Palatins an das Exethmoid und den Vomer erreicht (Abb. 18 A). Diese Bindegewebsmasse erstreckt sich dorsoventral zwischen den genannten Knochenelementen. Außerdem befindet sich ventral zwischen dem Palatin und dem Vomer eine bei älteren Exemplaren gut 3—4 mm dicke Gaumenhaut. Sie ist sehr zäh, enthält viel straffes Bindegewebe und begrenzt wesentlich die Exkursionen des Suspensoriums. Die Gaumenhaut und die rostralen, bandartig straffen Bindegewebsmassen zwischen dem Palatin, dem Vomer und dem Exethmoid gewährleisten eine enge und feste An-

bänderung des Palatins an den axialen Gaumen. Die Palatina sind bei *Anarrhichas* mit in den „Kiefergaumen“ (vgl. S. 358) eingeschlossen.

An der Mandibel (Abb. 9) sind ihre Massivität, die Höhe des Processus coronoideus, ihre laterale Wölbung und die außerordentlich starke Medianneigung ihrer dorsalen Kante bemerkenswert. Alle vier Erscheinungen sind zu verstehen im Zusammenhang mit der für Teleostier ungewöhnlich starken Druckbeanspruchung der Mandibel. Dafür müssen zwei Bedingungen erfüllt sein, Stabilität und eine große Insertionsfläche für die Schließmuskulatur, welche die Mandibel gegen den Oberkiefer drückt.

Die Stabilität wird gewährleistet durch die eingangs erwähnte Massivität und durch andere Konstruktionsmomente. Das bezahnte Dentale reicht mit seinem ventralen Ast weit caudad bis unter das Kiefergelenk. Der gleiche Ast hat dorsad eine breite Fläche, die Nahtstelle mit dem Articulare, ventral einen Kiel. Der vom Processus coronoideus herabsteigende dorsale Ast des Dentale vereinigt sich am Beginn des vorderen Drittels der Mandibel mit dem ventralen. An dieser Stelle ist die Mandibel kompakt und breit. Hier ist die dorsale Kante des Dentale auch am weitesten zur Mediane hingeneigt und bildet eine bogenförmig, schräg von der Horizontalen mediad abfallende Fläche. Auf dieser Fläche ist eine Doppelreihe mächtiger Pflasterzähne angeordnet. Vom Winkel, den der erkerartige Vorsprung der Mandibelspitze mit ihrer mediad geneigten, dorsalen Kante bildet, zieht ein dicker Bindegewebswulst (Abb. 7: Bwst.) zum Processus coronoideus. Er ist das Gegenstück zu dem Bindegewebswulst des Oberkiefers. Die extreme Medialneigung der dorsalen Mandibelkante bringt deren Zähne in Kontakt mit denen des Vomer. Wieweit der Kontakt hergestellt wird, soll in einer Analyse der Quetschbewegung der Kiefer beleuchtet werden (vgl. S. 353).

Die zweite Voraussetzung, die große Insertionsfläche für die intramandibulare Portion des Musculus adductor mandibulae, wird erfüllt durch die Höhe des Processus coronoideus und die nach außen gerichtete Wölbung von Dentale und Articulare. Dadurch wurde auf der Innenseite der Mandibel eine große Insertionsfläche frei, verstärkt durch das blattförmige Spleniale und einen Knorpelstrang, den Rest der reduzierten Cartilago Meckeli. Die entstandene Fläche wird voll ausgenutzt als Insertionsgebiet der Quetschmuskulatur.

latur, ebenso die caudale und laterale Kante des Processus coronideus der Mandibel.

Die Opercularia (Abb. 5, 7, 10)

Der Kiemendeckel besteht aus dem Operculare und dem Suboperculare. Das Praeoperculare hat sich dem Kieferstiel angeschlossen und ist völlig getrennt vom Opercularapparat. Das ventral gelegene Interoperculare vermittelt als Bindeglied in der kinetischen Kette zwischen dem Kiemendeckel und der Mandibel. Mittels des Ligamentum mandibulo-interoperculare ist es am Angulare befestigt und mittels Bindegewebe am Suboperculare. Auf seiner Innenseite — es ist ein längerer, blattartiger Knochen — befinden sich Knorpel- und Bindegewebsmassen, die es mit dem Epi-Stylhyalgelenk verbinden. Das Gelenk zwischen der Hyomandibula und dem Operculare ist ein Eigelenk.

Die Hyalelemente (Abb. 6 A, 6 B, 12 A, 12 B, 15 A, 15 B, 16 A, 16 B)

Wie bei vielen Teleostiern sind zwei Hypohyalia, ein Ceratohyale und ein sog. Epihyale ausgebildet. Alle Hyalia sind teils durch Knorpel, teils durch Knochen verwachsen. Die Synchondrosen sind durch Knochenstrahlen der benachbarten Elemente, die sich miteinander verzahnen, versteift. Die Hyalspange ist absolut starr. Ein echtes Gelenk ist nur am Ende des Epihyale ausgebildet. In dessen Gelenkpfanne artikuliert der Gelenkkopf des Stylhyale. Diese Artikulation ist ein Kugelgelenk, das nicht nur durch Bänder in seiner Freiheit eingeschränkt wird. Eine straffe Syndesmose, die als Scharniergelenk wirkt, befindet sich zwischen den Hypohyalia beider Seiten der Hyalgabel. Diese Syndesmose gestattet das Auseinanderweichen der caudalen Enden der Hyalgabel bei der Splanchnokinetik; ein Absenken und Anheben, das Andrücken an den Vomer, bewirkt vom M. sterno-hyoideus und dem M. protractor hyoidei, gewährleistet das Kugelgelenk zwischen dem Epi- und dem Stylhyale.

Wegen seiner Form ist das dorsale Hypohyale hervorzuheben. Es hat dorsad eine schräg abwärts, rostrad zeigende platte Dreiecksfläche, welche mit der des gegenüberliegenden Hypohyale eine funktionelle Einheit bildet (Abb. 6 A: d Hh). Mächtige Knorpel- und Bindegewebspolster lagern darüber. So ausgerüstet, vermag die

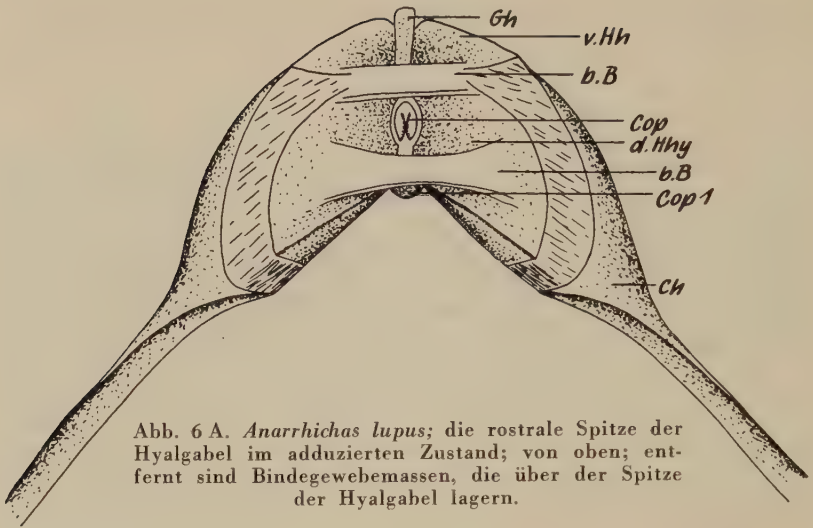


Abb. 6 A. *Anarrhichas lupus*; die rostrale Spitze der Hyalgabel im adduzierten Zustand; von oben; entfernt sind Bindegewebmassen, die über der Spitze der Hyalgabel lagern.

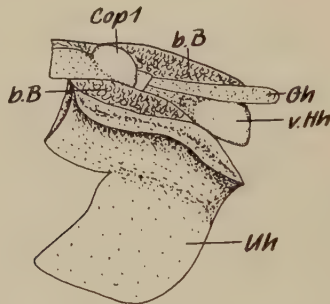


Abb. 6 B. *Anarrhichas lupus*; die Hypohyalia und des Urohyale; von der Seite; entfernt sind die rechten Hypohyalia.

Zunge Muscheln durchaus kräftig an den Vomer zu drücken, da infolge des Anhebens der Hyalia die dorsale Dreiecksfläche der Hypohyalia nicht mehr schräg abwärts rostrad, sondern genau parallel zur caudalen Zahnreihe des Vomer gelegen ist. Dies bedeutet, daß nicht ein aktives Zerquetschen der Nahrung durch die Zunge gemeint ist, sondern eine Hilfestellung beim Festhalten der Muscheln in der fürs Knacken günstigen Lage. Diese Ansicht erscheint als gerechtfertigt durch Aquarienbeobachtungen und wegen der totalen Bezahnung — und auch Abnutzung aller Zähne — des Vomer. Die stark median geneigten Zahnreihen der Mandibel erreichen nämlich nicht die letzten hinteren drei Zahnpaare des Vomer. Über

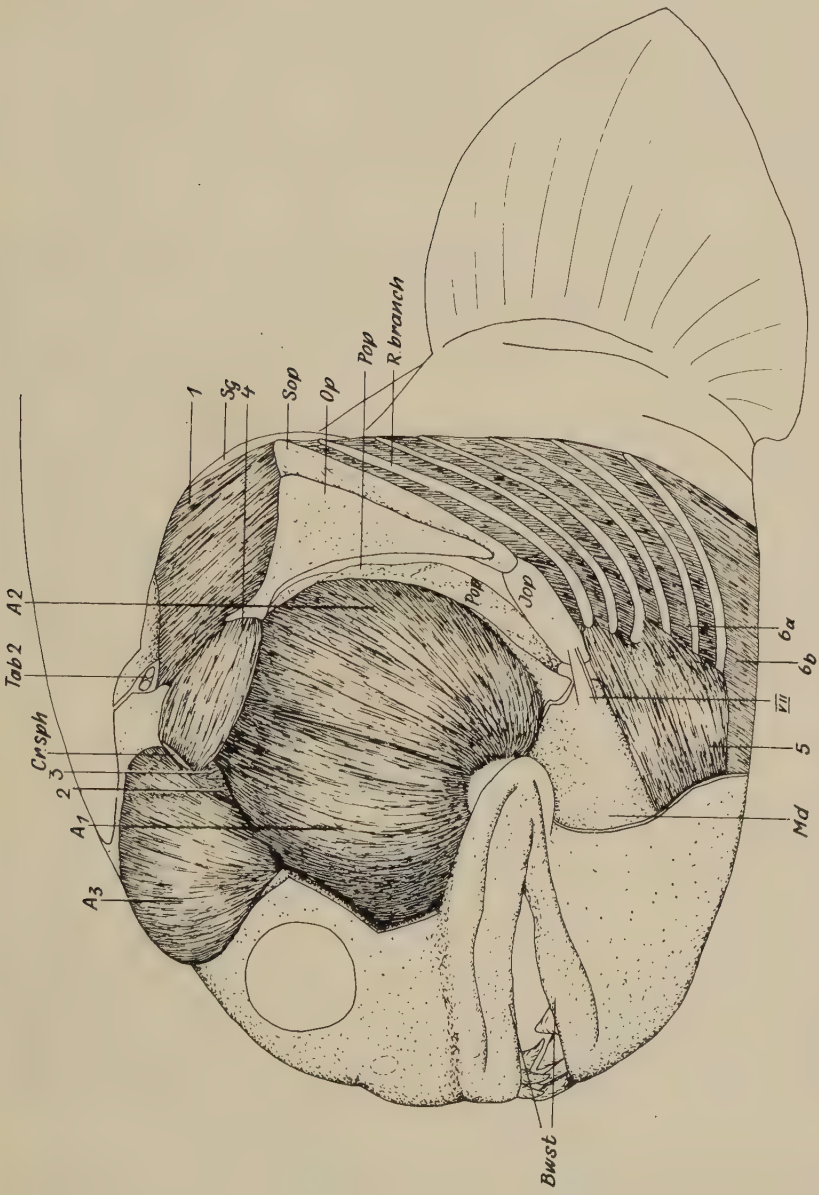


Abb. 7 A. *Anarrhichas lupus*; Ansicht der gesamten seitlichen Muskulatur des Schädels; der Circumorbitalring, die Spitzen des Ober- und Unterkiefers sind noch von der Außenhaut bedeckt.

ein bestimmtes Maß an Medianneigung können die Mandibeläste aus verschiedenen Gründen (Stellung der Kiefersymphyse, Anordnung des Kiefergelenkes) nicht hinaus. Die an den Seiten der hinteren Zähne des Vomer weit herabreichenden Abnutzungsmarken zeigen, daß diese Zähne beim Knacken genau so häufig wie die vorderen benutzt werden. Die Art der Hilfestellung, welche die Zungenspitze beim Zerquetschen der Muschel leistet, ist weiter unten (vgl. S. 355) erläutert.

Vier Radii branchiostegi sind bindegewebig an der ventralen Außenseite des Epihyale und drei an der des Ceratohyale befestigt (Abb. 12 A). Ein kleines stabförmiges, funktionell unbedeutendes Glossohyale, sitzt rostrad vor den dorsalen Hypohyalia. Es ist vollständig in Bindegewebe eingehüllt und kann die äußerste Spitze der Zunge ein wenig verstärken. Caudad schließt sich die erste Copula an. Unter ihr und den Hypohyalia befindet sich das pflug-scharähnliche Urohyale (Abb. 6 B, 12 A: Uh). Zwei derbe Bänder (Abb. 12 A: VIII) haben sich aus seiner syndesmotischen Verbindung an den Hypohyalia ventral herausdifferenziert und erhöhen die Zugfestigkeit der sehr kurzen und straffen Syndesmose. Caudal schließen sich dem Urohyale die beiden Hypobranchialia des ersten Kiembogens an. Von den lateralen Flächen des gekielten Urohyale entspringen die Mm. sterno-hyoideus und pharyngo-hyoideus.

Das Zungenbein und der Kiemenkorb (Abb. 11, 13 A, 14 A, 16 A, 16 B)

Das Zungenbein wird vom Glossohyale und von den Copulae des ersten bis vierten Kiemenbogens gebildet. Dem 5. Kiemenbogen fehlt die Copula. Die Copulae und das Glossohyale sind teils syndesmotisch, teils knorpelig miteinander verbunden. Das Zungenbein reicht bei *Anarrhichas lupus* von der Mitte der Unterkieferäste bis zum caudalen Ende des M. adductor arcus palatini. Caudad endet das Zungenbein in den mit Bürstenzähnnchen besetzten Ceratobranchialia des 5. Kiemenbogens. Die knorpelige und syndesmotische Verbindung der Copulae verleiht ihnen einen hohen Grad an Bewegungsfreiheit. Über und unter den Copulae zieht straffes Bindegewebe entlang, welches sie zusammenhält. Bandartig differenziertes Bindegewebe verläuft transversal zwischen dem Glossohyale und den ventralen Hypohyalia, zwischen den Hypobranchialia des ersten Kiemenbogens und der Copula des zweiten Kiemenbogens. Ein derbes Band mit rostro-caudad gerichtetem Verlauf

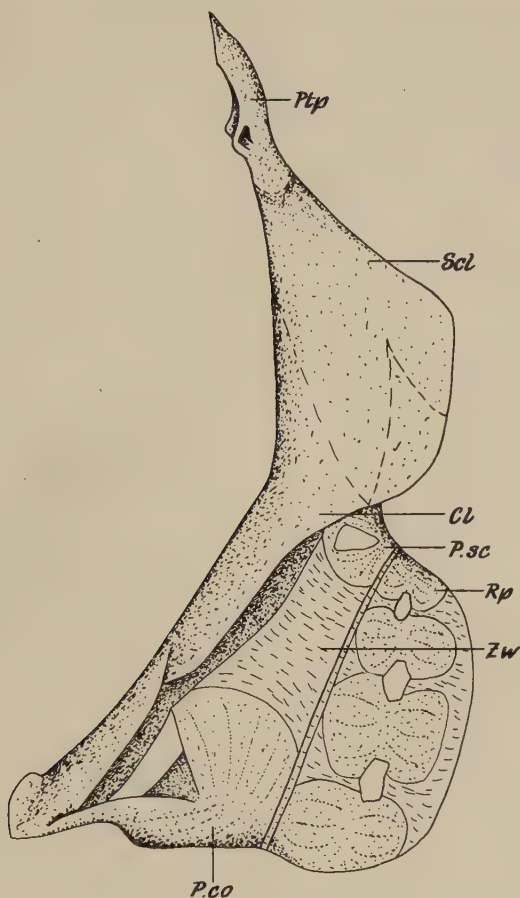


Abb. 7 B. *Anarrhichas lupus*; der linksseitige Schultergürtel von außen.

zieht von der Copula des vierten Kiemenbogens und den knorpeligen Basen der vierten Ceratobranchialia zu den Ceratobranchialia des 5. Kiemenbogens (Abb. 16 A: IX). Dieses Band ist besonders derb und könnte im Zusammenhang mit dem Verlust der Copula des 5. Kiemenbogens entstanden sein.

Die ersten drei Kiemenbogen bestehen aus Hypo-, Cerato-, Epi- und Pharyngobranchiale. Beim 4. Kiemenbogen fehlen das Hypo- und das Pharyngobranchiale. Der 5. Kiemenbogen besteht nur noch aus den mit Bürstenzähnen besetzten Ceratobranchialia, die caudad in der muskulösen Wand des Pharynx enden. Die Pha-

ryngobranchialia der ersten drei Kiemenbögen sind ebenfalls bezahnt und zwar mit einer Doppelreihe kleiner, kräftiger Hakenzähnen, deren Größe von der Mediane her caudad und laterad abnimmt. In der Form sind diese Zähne die verkleinerte Wiederholung der großen konischen Greifzähne auf der Spitze der Praemaxillaria und Dentalia. Wie bei diesen liegen in Höhlen, jeweils an den Basen zweier benachbarter Zähne, neue Zähne bereit, die darauf hindeuten, daß auch hier ein regelmäßiger Zahnwechsel stattfindet. Die Zähne sind alle caudad gerichtet. Weder die Pharyngo- noch die Epibranchialia sind am Neurocranium befestigt. Der Kiemenkorb ist nur mittels der dorsalen Kiemenbogenmuskulatur am Neurocranium aufgehängt. Diese Muskulatur sitzt teils an den Pharyngo-, teils an den Epibranchialia. Das Pharyngobranchiale des ersten Kiemenbogens gleicht einem seitlich komprimierten Stiefel, dessen Spitze caudad zeigt. Es hat dorsal zwei Gelenkpfannen. In der obersten artikuliert das Epihyale des ersten Kiemenbogens, in der unteren, an deren Bildung auch das Pharyngobranchiale des zweiten Kiemenbogens beteiligt ist, artikuliert das Epibranchiale des zweiten Kiemenbogens (Abb. 14 A). Medial liegt dem Pharyngobranchiale des ersten Kiemenbogens das des zweiten Kiemenbogens an. Es ist das größte der drei Pharyngobranchialia und besitzt ebenfalls zwei Gelenkpfannen, eine obere und eine untere. Die obere ist die, welche es mit der unteren Gelenkpfanne des Pharyngobranchiale des ersten Kiemenbogens gemeinsam bildet. In der unteren Gelenkpfanne des zweiten Epibranchiale artikuliert das Epibranchiale des dritten Kiemenbogens. Das Pharyngobranchiale des dritten Kiemenbogens ist das kleinste. Es liegt medial und caudad dem des zweiten Kiemenbogens an und besitzt nur eine Gelenkpfanne, in der das Epibranchiale des 4. Kiemenbogens artikuliert. Die Gelenke der Pharyngobranchialia mit den Epibranchialia sind Kugelgelenke. Die Gelenkpfannen werden jeweils von den Pharyngobranchialia und die Gelenkköpfe von den Epibranchialia gebildet. Das Epibranchiale des ersten Kiemenbogens ist ein schmaler Stab. Die Epibranchialia des 2.—4. Kiemenbogens haben medial je einen dicken Gelenkkopf, der mit den Gelenkpfannen der Pharyngobranchialia des 1.—3. Kiemenbogens artikuliert (Abb. 13 A). Von diesen dicken Gelenkköpfen aus verzweigen sich laterad die Epibranchialia des 2.—4. Kiemenbogens. Vor ihrer Artikulation mit den Ceratobranchialia werden sie wieder breiter und die des dritten und vierten Kiemenbogens bilden dorsal Processus, die verschie-

denen Muskeln als Ansatz dienen (Abb. 14 A: Ebr 3, Ebr 4). An den lateralen Enden der Epibranchialia sind zwischen diese und die Ceratobranchialia des ersten bis vierten Kiemenbogens kleine Knorpelstücke eingeschaltet. Die Knorpelstücke erlauben Bewegungen der Knochenelemente nach allen Richtungen. Die Ceratohyalia sind alle recht einheitlich gebaute Knochenstäbe. Als Verbindung mit der Copula hat das Ceratobranchiale des 4. Kiemenbogens ventral noch ein Knorpelstück. Die Länge dieses Knorpelstückes schwankt innerhalb der Altersklassen von *Anarrhichas lupus*. Ventral gelenken die ersten drei Ceratobranchialia mit den Hypobranchialia des ersten bis dritten Kiemenbogens. Die Hypobranchialia sind verschieden gestaltet. Ihre ventralen Flächen sind in Richtung ihrer Längsachse alle schwach konkav gebogen. In diesen Einbuchtungen heften sich die ventralen Mm. obliqui fest. Die Hypobranchialia des dritten Kiemenbogens haben auf ihrer Ventralseite einen rostrad gerichteten Dorn (Abb. 16 A, r. D.). An ihm inserieren einige Fasern des M. pharyngo-hyoideus. Von diesen Hypohyalia, denen des dritten Kiemenbogens, zieht ventral ein Bandkomplex rostrad von der Gestalt eines H (Abb. 15 B: XI). Die caudo-rostrad gerichteten Stränge des Komplexes berühren die Hypobranchialia des zweiten Kiemenbogens und teilen von da an je einen mittleren Zug zur gegenüberliegenden Seite ab. Dieser transversale Zug verbindet die beiden Längsstränge, die sich an der Innenseite der ventralen Hypohyalia anheften. Laterad davon liegt beiderseits ein Zug von Bändern (Abb.: 16 B, Xa—e), die von den Hyalia aus zwischen den Hypobranchialia des ersten bis dritten, und den Centrobranchialia des 4. und 5. Kiemenbogens verlaufen. Es handelt sich nicht um ein durchgehendes Band, sondern um kleine, kurze Bänder, die die genannten Elemente untereinander verbinden. Sie begrenzen ventral die Kiemenspalten, koordinieren die seitwärtigen Spreizbewegungen des Hyal- und der Branchialbögen, und halten (nach W o s k o b o i n i k o f f 1932) die einzelnen Kiemenbögen, während das Wasser durch ihre Kiemenblättchen hindurchströmt, in einem hierfür günstigen Abstand voneinander.

Der Schultergürtel (Abb. 5, 7 A, 7 B, 10, 11)

Der endoskeletale und der dermale Teil des Schultergürtels sind gut ausgebildet und lassen sich leicht voneinander unterscheiden, da die endoskeletalen Teile bis auf die Radialia proximalia nicht verknöchert sind. Der völlig verknöcherte dermale Anteil besteht

aus dem Cleithrum, dem Supracleithrum und dem Posttemporale. Dem dorsalen Rand des Supracleithrum liegt ein Tabulare an, durch das ein Schleimkanal zieht. Dieser setzt sich rostrad fort über das Posttemporale und zwei noch weiter rostrad liegende Tabularia. Diese kleinen, platten, von einem Schleimkanal durchzogenen Knochen, auch Supratemporalia genannt, dürften mit dem „Scalebone“ von R i d e w o o d (1904) identisch sein. In funktionellem Zusammenhang mit dem Schultergürtel stehen sie nicht.

Die Befestigung des Schultergürtels am Neurocranium, am obersten lateralen Fortsatz des Epioticum, übernimmt das Posttemporale durch bindegewebige Verwachsung. Zwischen dem Epioticum und dem Posttemporale ist ein dünnes Polster aus Knorpel und Bindegewebe eingeschoben. Es läßt eine schwache rostro-caudale Bewegung des Schultergürtels zu. Eine wesentlich stärkere Bewegung ist zwischen dem Posttemporale und dem Supracleithrum möglich, da beide Teile nur syndesmotisch miteinander verbunden sind. Die für das Posttemporale sonst typischen zwei rostralen Fortsätze, die Gabel des Posttemporale, ist nur an seiner ventro-lateralen Verbindungsstelle mit dem Supracleithrum schwach angedeutet (Abb. 7 B: Ptp). Das Supracleithrum ist ein dünner, flacher, caudad ausgezogener Knochen, der die Verbindung mit dem Cleithrum übernimmt. Ebenfalls weit caudad ausgezogen, bietet es der epaxonischen Körpermuskulatur auf seiner Innenseite eine große Ansatzfläche. Ein Postcleithrum ist nicht vorhanden. Das Cleithrum ist der größte und stabilste der beschriebenen Dermalknochen. Dorsal hat es auf der Innenseite eine zur Mediane hin vorspringende Leiste, die die Ansatzfläche des bei *Anarrhichas lupus* gewaltig entwickelten M. trapezius vergrößert. Ventral stößt das Cleithrum mit dem der Gegenseite zusammen. Nach hinten schließt sich ein rostrad orientierter Processus der Pars coracoidea an (Abb. 7 B, P co), der sich ebenfalls mit dem gleichen Processus der Gegenseite verbindet. Beide Processus bilden zusammen mit den ventralen Anteilen der Cleithra einen Kiel. Eingeschlossen in den Kiel sind auf jeder Seite ein längeres Infracleithrum und ein kürzeres Intracleithrum posterius. Ihre bindegewebige Verwachsung untereinander und mit der Innenseite des Kieles geben dem Zusammenschluß des ventralen Teiles des Schultergürtels den nötigen Halt.

Der endoskeletale Teil des Schultergürtels besteht aus der bereits erwähnten Pars coracoidea, der Pars scapularis und den teilweise verknöcherten Radialia proximalia. Alle genannten Teile

bilden eine einheitliche, halbkreisförmige Knorpelfläche, die am Cleithrum ansitzt. Die halbkreisförmige Knorpelfläche wird von einer dorso-ventral verlaufenden Linie in zwei Teile zerlegt. Rostrad von ihr liegen die durch Knorpel verbundene Pars coracoidea und die Pars scapularis, caudad die ebenfalls durch Knorpel zu einer starren Fläche verbundenen Radialia proximalia. Diese caudale Fläche kann um die Längsachse des endoskeletalen Schultergürtels, um eine dorso-ventral verlaufende Linie, gedreht werden. Die dorso-ventrale Linie besteht aus besonders biegsamen Knorpel.

Die Bezahnung (Abb. 2 B, 3 A, 5, 8)

Die Zähne des Katfisches sind außerordentlich groß, breit und massiv. Die Bezahnung erweckt den Eindruck eines Raubtiergebisses. *Anarrhichas lupus* besitzt drei Gruppen von Zähnen: Große konische, an Raubtierzähne erinnernde Greifzähne, dicke abgeflachte Pflasterzähne (keine Mahl-, sondern Quetschzähne) und kleinere, ebenfalls konische Zähne. Diese stehen als eine laterale Zahnreihe auf den Palatina und verhindern ein Abrutschen der zerquetschten Nahrung. Die großen konischen Greifzähne sind bei alten Exemplaren abgewetzt und stumpf, bei jüngeren sind sie spitz. Diese Zähne sitzen auf der rostralen Spitze der Dentalia und der Praemaxillaria. Ihre Basis ist breit mit dem Knochensockel, auf dem sie befestigt sind, durch kleine radiäre Rippeln verzahnt. Die übrigen Zähne der Kiefer sind genau so befestigt. Die Spitzen der Greifzähne weisen schräg nach vorn. Nur selten zeigen die Spitzen eines caudad stehenden Greifzahnes nach hinten. Auf dem Unterkiefer, dem Vomer und den Palatina befinden sich die großen Pflasterzähne. Aber die der Palatina besitzen nicht von Anfang an die Gestalt der Quetschzähne des Vomer und der Dentalia, sondern nehmen sie erst nach längerem Gebrauch an. Alle genannten Elemente tragen eine Doppelreihe von Zähnen, allerdings ist die laterale Reihe der Palatina nicht von diesen Pflasterzähnen besetzt, sondern von den kleineren konischen Zähnen. Bei jungen Exemplaren und bei solchen, deren Zahnwechsel sich erst kurze Zeit vorher vollzogen hat, sind die Oberflächen der Quetschzähne konvex. Bei alten Exemplaren und nach längerem Gebrauch ist die Oberfläche der Zähne eben und trägt deutliche Spuren intensiver Benutzung. Das ist auch der Fall an der medialen Zahnreihe der Palatina. Bei jungen Exemplaren sind diese Zähne jedoch noch spitz, wenn auch wesentlich kürzer und gedrungener als die der lateralen

Zahnreihe der Palatina. Die Pflasterzähne der Dentalia und des Vomer, die als Quetschzähne fungieren, sind in der Mitte der Längsachse ihrer Knochenelemente am größten und breitesten.

Bezahnt sind auch die Pharyngobranchialia der ersten drei Kiemenbogen. Diese Zähne sind kleine, aber kräftige Hakenzähne mit caudad weisender Spitze. Sie wirken wie eine Harke und ziehen die Nahrung caudad zum Schlund. Kleine Bürstenzähnnchen mit caudad gerichteten Spitzen tragen auch die Ceratobranchialia des 5. Kiemenbogens.

Jeweils an der Basis zweier benachbarter Zähne ist eine Höhle im Knochen vorhanden, in der ein kleiner neuer, in allen Fällen spitzer Zahn steckt. An den Basen der Pharyngealzähne ist die gleiche Anordnung der Knochenhöhlen zu beobachten. Daraus muß man schließen, daß die Katfische einen Zahnwechsel durchmachen. Ob es sich um einen simultanen oder um einen sukzessiven Zahnwechsel handelt, kann nach meinen Beobachtungen nicht entschieden werden. Höchst wahrscheinlich ist es jedoch ein simultaner Zahnwechsel, da bei keinem einzigen der untersuchten Exemplare eine Zahnücke zu finden war. Sehr interessant wäre dann die Frage: Wie verhält sich der Fisch, wenn alle Zähne gleichzeitig erneuert werden und welcher Zeitraum wird dafür benötigt?

b) Myologie

Die Muskulatur der Kiefer und des Suspensoriums

Der *M. adductor mandibulae* (Abb. 7, 8, 9 B, 9 C, 9 D, A₁, A₂, A₃, A ω)

Der *M. adductor mandibulae* ist, wie bei den meisten Teleostiern, in drei große Portionen unterteilt, in die Portionen A₁, A₂ und A₃. Wenn man die Wangenhaut abpräpariert, fällt er sofort wegen seiner außerordentlichen Größe und Massigkeit auf (Abb. 7). Erhebliche Anteile aller drei Portionen vereinigen sich im Bereich des Quadratus zu einem einheitlichen Zug — er soll mandibularer Zug des *M. adductor mandibulae* genannt werden — der auf der Innenseite der Mandibel inseriert. Wo die drei Portionen des *M. adductor mandibulae* den Bereich der Palatin-Pterygoid-Quadratspange verlassen und in die Mandibel übergehen, werden sie nicht durch eine Aponeurose oder ein Myoseptum voneinander getrennt. Die Fasern gehen kontinuierlich in den mandibularen Zug des *M. adductor mandibulae* über (Abb.: 8, A₁, 2., 3.). Die Muskelfasern sind

alle ventro-rostrad orientiert. Alle bisher genannten Portionen und auch der mandibulare Zug sind der extramandibulare Teil des *M. adductor mandibulae*. Der intramandibulare Teil des *M. adductor mandibulae* $A\omega$ (Vetter 1884, 1887) ist ebenfalls vorhanden. Er liegt dem bis zur Spitze des Articulare vorgedrungenen mandibulare Zug des *M. adductor mandibulae* mediad an.

Die Portion A_1

entspringt vom Pteroticum und vom Hyomandibulare. Vom Processus pterotici und der lateralen Vorwölbung der dorsalen Kante des Pteroticums aus können je eine gedachte Linie ventrad verlängert werden bis an das dorsale Ende der Crista hyomandibularis. Die beiden Linien begrenzen eine keilförmige Fläche; sie ist das erste und wichtigste, das Hauptursprungsgebiet der Portion A_1 , welche in diesem Bereich noch von dem *M. dilatator operculi* überlagert wird (Abb. 7: 4). Von hier dehnt sich die Portion A_1 weit rostrad aus bis zum Circumorbitalring. Sie bedeckt nun ihrerseits große Teile der Portion A_3 , des *M. levator hyomandibularis* und des *M. levator arcus palatini*. Auf der Innenseite des 4. und 5. Circumorbitale haben rostrale Fasern der Portion A_1 ein zweites Ursprungsgebiet gewonnen (Abb. 8 A: r F A_1). Zusammen mit den Fasern des ersten Ursprungsgebietes ziehen sie ventrad zum caudalen Ende des Maxillare. Nur die rostralen Fasern vom zweiten Ursprungsgebiet inserieren überwiegend über die zwar dünne, aber sehr kräftige Sehne A_1t an der Innenseite des rostralen Maxillarendes, an der Stelle, die außen den Gelenkkopf des Maxillare mit dem Praemaxillare trägt. Der oberflächliche Rest A_1a der Portion A_1 endet in einer Sehnenmasse, die am caudalen Ende des Maxillare lateral, dorsal und medial und am Articulare ansitzt. An dieser Sehnenmasse lassen sich nämlich zwei bandartige breite Teile unterscheiden, die Sehnen A_1T und A_1T' . Die Sehne A_1T umfaßt die dorsale Kante des caudalen Maxillarendes. Die Sehne A_1T' heftet sich an der Außenseite des Articulare an. In Höhe der Knorpellinie zwischen dem Metapterygoid und dem Quadrat teilt sich eine tiefer gelegene Schicht $A_1\beta$ ohne eigenes knöchernes Ursprungsgebiet aus der Masse der Portion A_1 ab. Die Fasern dieser Schicht werden von einer breiten Aponeurose — sie ist die gemeinsame Aponeurose aller zum mandibularen Zug vereinten Portionen A_1 , A_2 , A_3 des *M. adductor mandibulae* — aufgenommen und inserieren als integrierter Be-

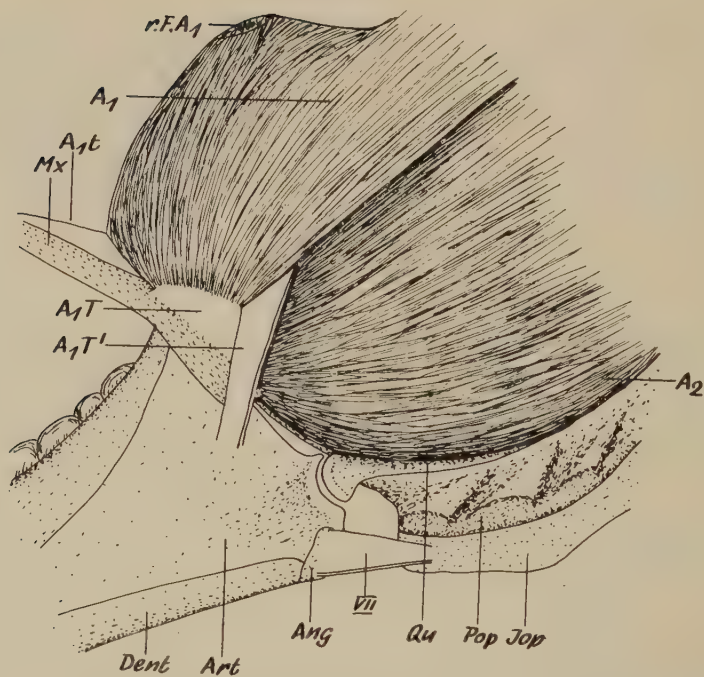


Abb. 8 A. *Anarrhichas lupus*; die Sehnen des *M. adductor mandibulae* an der Außenseite der Mandibel.

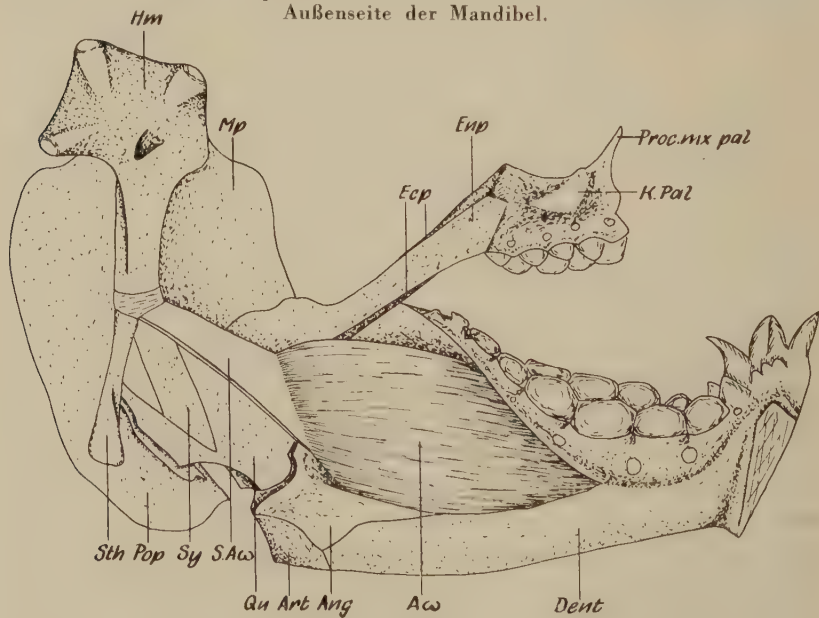


Abb. 8 B. *Anarrhichas lupus*; das rechte Suspensorium und die Mandibel; von innen.

standteil des mandibularen Zuges auf dem Rest der Cartilago Meckeli und dem Spleniale (Sesamarticulare, Coronare, Meckelscher Knochen). Die Aponeurose liegt mediad vom mandibularen Zug des extramandibularen Teils des M. adductor mandibulae (Abb. 19 C).

Normalerweise inseriert die Portion A_1 auf der gesamten dorsalen Kante des Maxillare bis weit rostrad und nicht nur auf dessen caudalem Ende. Eine so weit wie hier caudad verschobene Insertion der Portion A_1 , ist meines Wissens bisher noch nicht bei einem anderen Teleostier beschrieben worden und dürfte eine Besonderheit von *Anarrhichas* sein. Im Zusammenhang mit der Anordnung der Sehnen A_1T und A_1T' läßt sich, wie weiter unten gezeigt werden soll (Vgl. S. 352), der funktionelle Vorteil dieser Insertion ziemlich eindeutig erkennen.

Die Portion A_2

entspringt auf einer großen halbkreisförmigen Fläche. Sie erstreckt sich vom Pteroticum aus über den caudalen Teil des gesamten Kieferstiels ventrad bis zum Quadratum. Im einzelnen beginnt das Ursprungsgebiet caudad hinter dem Ursprung der Portion A_1 am Pteroticum, beansprucht den größten Teil der Hyomandibula, des Praeoperculare, des Symplecticum, des Quadratum und einen Teil des Metapterygoid. Von hier aus ziehen die Fasern der Portion A_2 abwärts und befestigen sich zum größten Teil auf der caudalen Kante und der Außenseite des Processus coronoideus der Mandibel. Diese Insertion muß ebenfalls im Zusammenhang mit der Vergrößerung der Ansatzfläche für die Quetschmuskulatur gesehen werden. Der aus den tiefen Schichten bestehende Rest der Portion A_2 vereinigt sich mit den Portionen A_1 und A_3 zum gemeinsamen mandibularen Zug dieser drei extramandibularen Portionen des M. adductor mandibulae, inseriert also auf der Innenseite der Mandibel.

Der Ursprung der Portion A_3 erstreckt sich über ein ungewöhnlich vergrößertes Gebiet, über den gesamten dorsalen postorbitalen Bereich und einen Teil des Kieferstieles. Er beginnt am lateralen Processus des Frontale, schiebt sich weit rostro-dorsad auf ihn hinauf, folgt der Crista des Frontale, dem latero-caudad gerichteten Kamm zwischen dem Pteroticum und dem Parietale bis zur Crista sphenotici, biegt von deren lateraler Spitze ventrorostrad zum Alisphenoid und steigt von da aus wieder steil aufwärts bis unter den lateralen Processus des Frontale. Von diesem dorsalen Gebiet folgt die caudale Grenze des Ursprungs der Portion A_3 in schwacher Beu-

gung der Insertion des *M. levator arcus palatini* ventrad bis zur Knorpellinie zwischen dem Metapterygoid und dem Quadrat. Dabei wird der rostrale, caudad aufgewulstete Bezirk des Metapterygoids mit als Ursprungsfläche benutzt. Insgesamt dienen also folgende Knochenelemente der Portion A_3 als Ursprung: Frontale, Sphenoticum, Pteroticum, Alisphenoid, Parasphenoid, und Metapterygoid. Dorsad ist die Portion A_3 so gewaltig aufgewulstet, daß sie mit der der Gegenseite über dem medialen Kamm des Frontale zusammenstößt. Bei vielen alten Exemplaren wölben sich ihre Fasern auch caudad über die Crista sphenotici hervor. Bereits im dorsalen Ursprungsgebiet lassen sich zwei Teilportionen der Portion A_3 unterscheiden, die oberflächlich wenig, in der Tiefe des Muskels jedoch deutlich erkennbar sind. Beide werden durch eine Sehne, die wie eine Trennwand zwischen ihnen steht, in Höhe der Linie zwischen dem lateralen Processus des Frontale und der Crista sphenotici geteilt. Ventrad nimmt die Sehne an Breite zu, so daß sie als Aponeurose angesprochen werden kann. Im Gegensatz zu den beiden Teilen $A_1\alpha$ und $A_1\beta$ der Portion A_1 , bei denen es sich um eine oberflächliche und eine tiefere Schicht handelt, sind hier die Schichten mehr hintereinander angeordnet, besonders im dorsalen Bereich. Während die rostral gelegene Portion sofort steil abfällt — sie begrenzt caudad in der Tiefe die Augenhöhle und ist oberflächlich von der Portion A_1 bedeckt — beschreibt die caudale Portion erst einen Bogen in Richtung der Crista sphenotici und zieht dann ebenfalls zur Mandibel hinab. Ihr dorsad breites Ursprungsgebiet verengt sich ventrad außerordentlich; ihre Muskelfasern erscheinen um ihre Längsachse tordiert. Diese Teilportion geht aus ihrer caudalen Lage in eine mehr mediale über, d. h. sie schiebt sich unter die rostrale Teilportion. Im unteren Drittel der Portion A_3 — bezogen auf den tatsächlich extramandibularen Teil des *M. adductor mandibulae* — vereinigen sich einige ihrer Fasern mit der Portion A_1 , der sich auch einige Fasern der caudad gelegenen Portion A_2 anschließen. Die weitaus größte Masse der beiden Teilportionen der Portion A_3 endet vor ihrer Insertion in einer gemeinsamen Aponeurose und tritt dann, mit den bereits oben genannten tiefen Schichten der Portionen A_1 und A_2 verschmolzen, in die Mandibel ein und inseriert an deren Innenseite.

Weiter oben wurde auseinandergesetzt, daß es sich nach meiner Auffassung bei dem mandibularen Zug der Portionen A_1 — A_3 nicht um den eigentlichen intramandibularen Teil ($A\omega$) nach Vetter

1878) handelt, sondern daß sich hier die distalen, miteinander vereinigten Bündel der Portionen A_1 — A_3 weit in die Mandibel hinein vorgeschoben und dort neben den ursprünglichen, intramandibularen Teil $A\omega$ des M. adductor mandibulae gelegt haben. Diese Entwicklung ist aus der für *Anarrhichas lupus* kennzeichnenden, adaptiven Tendenz zur Massen- und Leistungssteigerung des M. adductor mandibulae zu verstehen.

Ein Querschnitt durch die Muskulatur der Mandibel (Abb. 9 D) zeigt also folgende Lageverhältnisse: An der Innenseite ihrer Außenwand liegen und inserieren die zu einem einheitlichen mandibularen Zug verschmolzenen Portionen A_1 — A_3 des M. adductor mandibulae. Darauf folgt die bei der Portion A_1 beschriebene gemeinsame Aponeurose dieses mandibularen Zuges und schließlich am weitesten mediad der echte intramandibulare Teil $A\omega$ des M. adductor mandibulae.

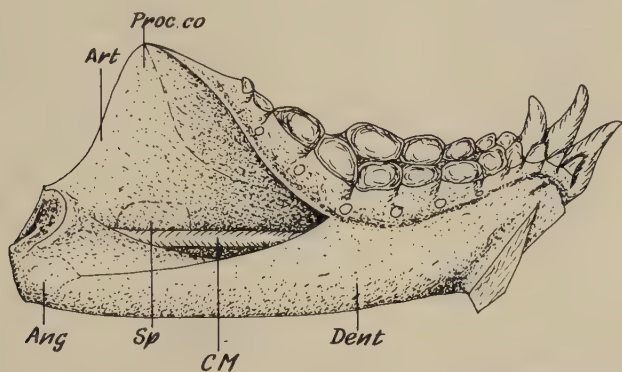


Abb. 9 A. *Anarrhichas lupus*; die linke Mandibel; von innen; die gesamte Muskulatur ist entfernt.

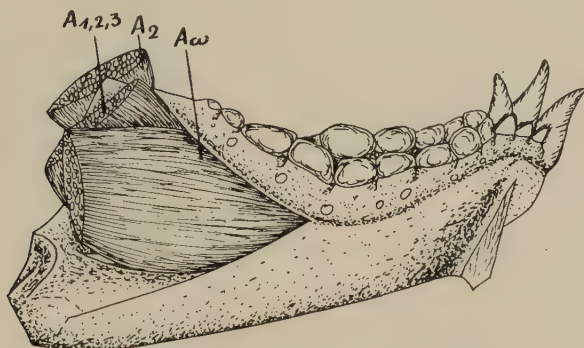


Abb. 9 B. *Anarrhichas lupus*; die Muskulatur der linken Mandibel; von innen.

Funktion:

Wie der Name besagt, hebt der Muskel den Unterkiefer und schließt dadurch das Maul. Bei reinen Planktonfressern hebt sich der Muskel oft nicht durch besondere Größe von den übrigen Muskeln des Kopfes ab. Bei Formen, die lebende Beute festhalten müssen, ist er meist in die für Teleostier typischen drei Portionen unterteilt und stark vergrößert. Die stärkste Differenzierung und gewaltigste Breitenentwicklung findet sich bei *Anarrhichas lupus*. Das ist auf der Abbildung durchaus zu erkennen. Nicht sichtbar ist die ebenso mächtige transversale Ausbildung des Muskels. Die Portion A_3 eines

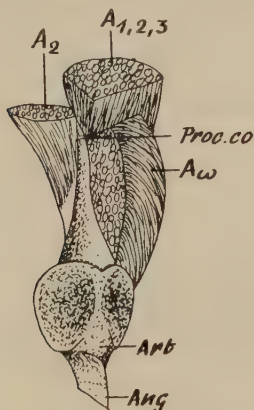


Abb. 9 C. *Anarrhichas lupus*; die linke Mandibel mit ihrer Muskulatur von hinten; die Portion A_2 des M. adductor mandibulae liegt außen, die Portion A_ω liegt innen.

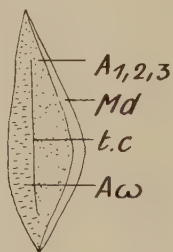


Abb. 9 D. *Anarrhichas lupus*; schematischer Querschnitt durch die rechte Mandibel.

1 m langen Exemplares hatte, gemessen von der Nahtstelle zwischen dem Ali- und Parasphenoid, eine Dicke von 2 cm. Diese ungeheure Entfaltung des M. adductor mandibulae, seine ungewöhnlich und weit ausgedehnte Ursprungsfläche, die ungewöhnliche Tatsache seiner Entwicklung weit rostrad in die Mandibel hinein, werden im Zusammenhang mit seiner besonderen Beanspruchung bei *Anarrhichas* verständlich, da er ja hier nicht nur das Maul schließt, sondern gleichzeitig die für einen Teleostier abnorme, hartschalige Nahrung zerquetscht.

Zur Verdeutlichung der ungeheuren Kraftentfaltung sei daran erinnert, daß z. B. die menschliche Kaumuskulatur derartige Quetschleistungen im allgemeinen nicht vollbringen kann. Wir Men-

schen sind meistens nicht in der Lage, eine Nuß zu zerbeißen, deren Härte sicher mit der von *Venus islandica* oder *Buccinum undatum* verglichen werden kann. Für solche Gewaltleistungen, wie sie *Anarrhichas lupus* beim Zerquetschen seiner Nahrung ausführt, ist eine möglichst günstige Insertion des M. adductor mandibulae an und in der Mandibel erforderlich. Das zeigt sich einerseits in der veränderten Insertion der Portion A_1 und andererseits in der Ausbildung der Sehnen A_1T und A_1T' (Abb. 8 A). Im allgemeinen ist das Insertionsgebiet der Portion A_1 über die ganze Länge des Maxillare verteilt. Bei *Anarrhichas* ist es auf das caudale Ende des Maxillare beschränkt. Dadurch kann diese Portion einen wesentlich stärkeren Zug auf die Mandibel ausüben, da das Maxillarende in Höhe des Processus coronoideus mandibularis durch die breite sehnige Masse des Lig. mandibulo-maxillare anterius mit der Mandibel verbunden ist. Der Zug auf das Maxillarende wird auf diese Weise sofort auf die Mandibel übertragen, die tiefer gelegene Schicht $A_1\beta$ sitzt ja als sekundärer mandibularer Zug ohnehin unmittelbar an der Mandibel an. Die beiden Sehnen A_1T und A_1T' ermöglichen der Portion A_1 des M. adductor mandibulae eine besondere günstige Kraftwirkung für die Adduktion der Mandibel, besonders die Sehne A_1T' , da sie auf der Außenseite der Mandibel sich anheftet.

Die breite und recht derbe, zur Mediane gelegene Aponeurose des sekundär mandibularen Zuges der Portionen A_1 — A_3 des M. adductor mandibulae stellt einmal die Sehnenverbindung zwischen dem extramandibularen Teil der Portionen A_1 — A_3 und dem intramandibularen Teil $A\omega$ des M. adductor mandibulae dar. Zum zweiten sammelt sie alle Fasern der drei Portionen des extramandibularen Teils und vermittelt ihre Insertion in der Mandibel. Drittens schützt sie — durch ihre mediale Lage bedingt — den mandibularen Zug der Portionen A_1 — A_3 gegen mechanische Beschädigungen, da beim Schließen des Maules und Zerquetschen der Muscheln sich deren dicke mediale Faserschicht am knöchernen Pterygoidbogen reiben würden.

Der intramandibuläre Teil $A\omega$ des M. adductor mandibulae (Abb. 8, 9 B, 9 D: $A\omega$)

Einen Muskel, der der Ausbildung des intramandibularen Teils des M. adductor mandibulae bei *Anarrhichas lupus* weitgehend entspricht, beschrieb Lubosch (1914) für *Scarichthys* als M. quadrato-mandibularis. Die Fragen, die mit diesem Muskel in Zusam-

menhang stehen, sollen erst nach der Beschreibung des gleichen Muskels bei den drei untersuchten Blenniiden (vgl. S. 393) diskutiert werden.

Auf der Innenseite der Mandibel, noch weiter mediad als die Aponeurose des sekundär mandibularen Zuges der Portionen A_1 bis A_3 des *M. adductor mandibulae*, befindet sich ein seitlich abgeplatteter Muskel, der hier als der eigentliche intramandibulare Teil des *M. adductor mandibulae* angesehen wird. Sein Ursprungsgebiet sind die dorsale und die ventrale Kante des Dentale und die Innenseiten des Articulare. Wie ein Fächer breitet sich der Muskel von dieser Höhle her auf die genannten Knochenelemente aus. Er überdeckt mediad den sekundär mandibularen Zug der Portionen A_1 bis A_3 des *M. adductor mandibulae*, dem er dicht anliegt. Die Fasern des intramandibularen Teils des *M. adductor mandibulae* setzen an der Aponeurose an, die der mandibulare Zug des extramandibularen Teils des *M. adductor mandibulae* bis weit in die Mandibel rostrad entwickelt hat. Erst kurz vor der caudalen Kante der Mandibel trennen sich die beiden Muskeln voneinander. Der intramandibulare Teil des *M. adductor mandibulae* zieht dann als selbständiger Muskel mittels einer langen und breiten Sehne — sie ist die kräftigste Sehne des Schädels von *Anarrhichas lupus* — auf die Innenseite des Suspensoriums. Die Sehne heftet sich an der Stelle fest, an der das Stylhyale, das Symplecticum, das Hyomandibulare und das Metapterygoid zusammen stoßen (Abb. 8: SA ω).

Dieser Muskel wurde auch von Dietz (1914/21) erwähnt. „A ω , die muskulöse Ausbildung der Innenfläche jeder Unterkieferhälfte, beansprucht bei den beiden Blenniidengattungen — *Anarrhichas* und *Blennius* — ein besonderes Interesse. Bei *Anarrhichas* ist dieselbe kaum vorhanden; an ihrer Stelle liegt ein von der Sehne des *M. adductor mandibulae* völlig unabhängiger, abgeplatteter, spindelförmiger Muskel, der in seinen caudalen Teilen sich von der Innenfläche der Mandibel frei abhebt und unvermittelt übergeht in eine flache Sehne, welche am Arcus palatini (zwischen Symplecticum und Quadratum) entspringt“ (Dietz 1914/21, Seite 151). Dietz vermutet, daß der Muskel durch den Übergang von Fasern des Teiles A des *M. adductor mandibulae* auf ein Band, welches zwischen dem Palatinbogen und dem Unterkiefer verläuft, entstanden ist. Nach Lubosch (1938) kommt diese Sehne bei allen Teleostiern vor. Dies trifft nicht wörtlich zu; aber tatsächlich ist eine kurze Sehne, welche aus dem intramandibularen Teil A auf

den unteren Teil des Quadratus zieht, von Günther und Deckert (1953, 1955, 1960) von Kayser (1962) und Flückter (1963) nachgewiesen worden. Ganz bestimmt hat Dietz recht, wenn er diesen Muskel des *Anarrhichas lupus* mit dem intramandibularen Teil A ω des M. adductor mandibulae in Zusammenhang bringt; und abweichend von ihm wird man sogar, wie es hier geschieht, diesen ganzen Muskel als den eigentlichen intramandibularen Teil A ω des M. adductor mandibulae interpretieren müssen. Die Besonderheit seiner Ausbildung und Insertion sind adaptive Neuerungen vieler Blennioidei, die von *Anarrhichas lupus* wieder für seinen speziellen Nahrungserwerb ausgenutzt wurden.

Funktion:

Sicher steht die besondere Ausbildung des intramandibularen Teils des M. adductor mandibulae bei *Anarrhichas lupus* in funktionellem Zusammenhang mit der gesteigerten Druckentfaltung beim Zerknacken der hartschaligen Nahrung. Der Muskel neigt die Mandibeläste zur Mediane hin, wobei sie sich ein wenig um ihre Längsachse drehen. Dadurch kommt die äußere Reihe der Pflasterzähne des Dentale in besseren Kontakt mit denen des Palatins und vor allem des Vomer. Gleichzeitig verstärkt der Muskel den Druck der adduzierten Mandibel auf Gaumen und Oberkiefer.

Der M. intermandibularis

Der Muskel beginnt dicht unter den Zahnhöckern am vorderen inneren Teil des Dentale, nahe der Symphyse und zieht zur gleichen Partie der gegenüberliegenden Seite. Er ist flach, trapez- bis dreieckförmig und trennt den dorsalen Anteil des M. protractor hyoidei vom ventralen, indem er sich zwischen beiden Teilen horizontal durchschiebt.

Funktion:

Der Muskel nähert die Mandibeläste einander, wenn das Maul bei der Ausatmung geschlossen oder wenn hartschalige Nahrung zerquetscht wird. Diese Bewegungen sind möglich, weil das straffe Bindegewebe an der Spitze der Mandibel sowohl Festigkeit gewährt, als auch eine gewisse Beweglichkeit um die Längs- und Querachse der Symphyse, jenen benötigten Spielraum für eine Drehung der Mandibeläste um deren Längsachse nach innen.

Der *M. levator arcus palatini*: (Abb. 7, 10: 2)

Der Muskel entspringt auf der rostralen Seite der Crista sphenotici, an der lateralen Spitze und an der darunter liegenden Verbreiterung der rostro-dorsalen Gelenkpfanne des Cranio-Hyomandibulargelenkes. Einige Fasern des Muskels nehmen ihren Ursprung auch von einem Ligament, das zwischen der Crista sphenotici und der caudalen Kante der 4. und 5. Circumorbitalia ausgespannt ist. Dieses Ligament ist recht sonderbar gestaltet. Dorsal ist es ein ziemlich derbes Band, ventral geht es in eine häutige Fläche über, welche teilweise die Portionen A_1 und A_3 des *M. adductor mandibulae* voneinander trennt; und dicht an der Spitze der Crista sphenotici entspringen sogar einige Fasern des *M. levator arcus palatini* von ihr. Von der Crista sphenotici und dem ihr proximalen Anteil

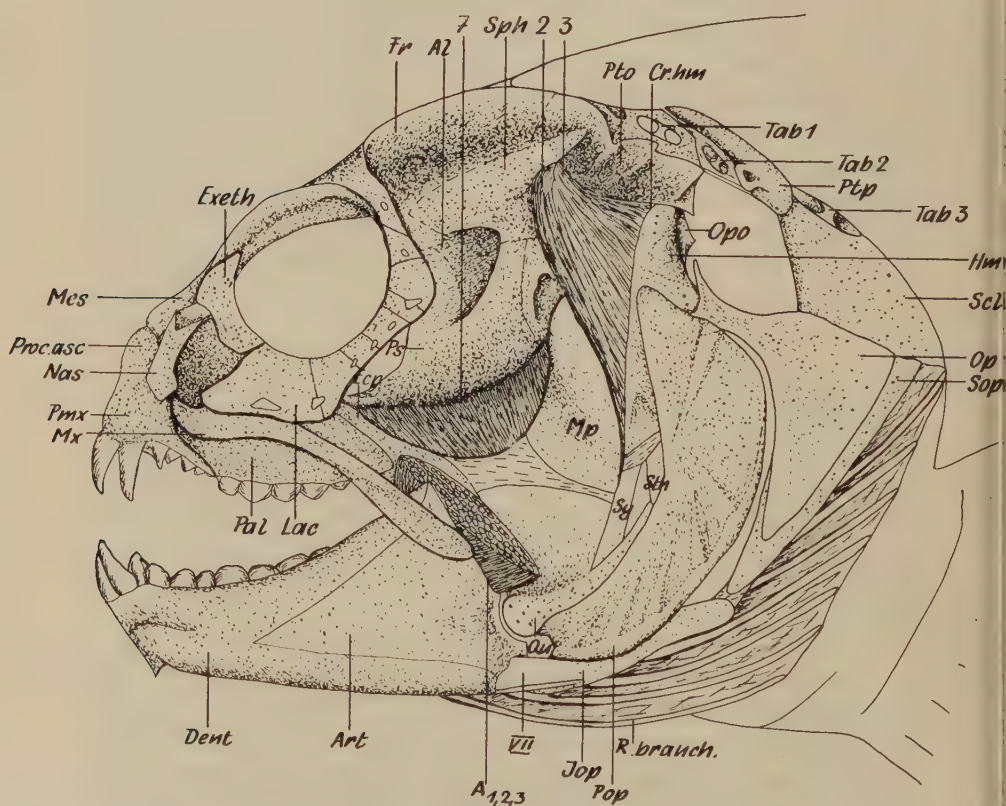


Abb. 10. *Anarrhichas lupus*; das knöcherne Syncranium; von der Seite; entfernt sind der *M. adductor mandibulae*, der *M. dilatator operculi* und der *M. levator operculi*.

dieses Ligamentes aus, läuft der *M. levator arcus palatini* eine lange Strecke von dem dorsalen Ende der *Crista hyomandibularis* bis zu deren ventralem Ende als langgezogenes Dreieck abwärts. Der Muskel inseriert auf der Kante der *Crista hyomandibularis* und an deren transversal senkrecht, rostrad orientierter Fläche. Der Muskel schiebt sich wie ein Keil in der Tiefe zwischen die Portionen A_2 und A_3 des *M. adductor mandibulae*. Er liegt der caudalen Partie der Portion A_3 des *M. adductor mandibulae* auf und ist laterad fast vollkommen von der Portion A_1 bedeckt. Nur dorsad, an der *Crista sphenotici*, liegt ein kleinerer Teil des Muskels frei. Die Funktion des Muskels sei zusammen mit der des *M. levator hyomandibularis* besprochen.

Der *M. levator hyomandibularis* (Abb. 7, 10: 3)

Dieser Muskel hat die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Hypotenuse die caudale Grenze seiner Ansatzfläche am Hyomandibulare darstellt. Der Muskel entspringt an der lateralen Spitze der *Crista sphenotici*, im Gegensatz zum *M. levator arcus palatini* jedoch auf deren caudaler Seite. Der Muskel inseriert auf einer Fläche der Hyomandibula, deren Grenze caudad durch eine vom dorsalen Ende der *Crista hyomandibularis* vertikal dorsad verlängerte Linie bezeichnet wird. Rostrad, in Höhe des dorso-rostralen Gelenkkopfes der Hyomandibula, vereinigen sich die Fasern des *M. levator hyomandibularis* mit denen des *M. levator arcus palatini*. Beide Muskeln sind in ihrem Ursprungsgebiet durch die *Crista sphenotici* deutlich voneinander getrennt, ventrad verwischen sich ihre Grenzen. Dorsad ist der *M. levator hyomandibularis* vom *M. dilatator operculi* bedeckt bis auf eine winzige Spitze an der *Crista sphenotici*, und er ist dorso-caudad teilweise von der Portion A_1 des *M. adductor mandibulae* bedeckt.

Funktion:

Der *M. levator hyomandibularis* und der *M. levator arcus palatini* wirken auf das gleiche System ein, direkt auf den Kieferstiel, indirekt auf das Suspensorium. Der *M. levator hyomandibularis* hebt den dorsalen Teil des Kieferstieles und der *M. levator arcus palatini* den ventralen Teil. Da das Suspensorium mittels des Cranio-Hyomandibulargelenkes beweglich am Neurocranium aufgehängt ist, wird das Suspensorium dilatiert, die Kiefergelenke beider Seiten des Schädels laterad disloziert. Beide Muskeln beteiligen sich demnach an der Splanchnokinetik des Suspensoriums.

Der *M. dilatator operculi* (Abb. 7: 4)

Der *M. dilatator operculi* liegt über dem dorsalen Ursprungsgebiet der Portionen A_1 und A_2 des *M. adductor mandibulae* und rostrad vom *M. levator operculi*. Der Muskel läßt zwei Portionen erkennen, eine dorsale und eine ventrale. Beide entspringen an der caudalen Fläche der *Crista sphenotici* und am *Pteroticum*, die dorsale Portion mehr am *Pteroticum*. Sie ist gegenüber der ventralen Portion weiter caudad versetzt. Die dorsale Portion inseriert vorwiegend auf der dorsalen Spitze und die ventrale Portion auf der rostro-lateralen Kante und Fläche der Gelenkpfanne des Operculare.

Funktion:

Der Muskel spreizt das Operculare und erweitert damit die operculare, postbranchiale Atmungskammer.

Der *M. adductor arcus palatini* (Abb. 10, 11: 7)

Dieser große Muskel hat eine sichelförmige Gestalt. Er füllt den Raum zwischen der Seitenwand des Neurocraniums und dem Suspensorium vom rostro-dorsalen Gelenkkopf des Cranio-Hyomandibulargelenks an bis zur *Articulatio ethmo-palatina* aus. Die Muskelfasern sind relativ kurz und verlaufen quer zur Längsachse des Schädels. Der Muskel entspringt vom *Parasphenoid* und dem *Prooticum* und inseriert an den dorsalen Kanten und den inneren dorsalen Flächen von *Meta-* und *Entopterygoid*. Weit ventrad reicht der Muskel auf der Innenseite jenes Gebietes, in dem das *Meta-ptyergoid*, das *Entopterygoid* und das *Quadratum* zusammenstoßen. Hier ist der Muskel besonders dick. Wie Dietz (1914) nachweisen konnte, hat der dorsale Bogen des Muskels — er ist nach Dietz der genetisch älteste Teil des Muskels — sich im Laufe seiner Entwicklung bei den rezenten, hoch spezialisierten Teleostiern ventrad und rostrad vorgeschoben. Da der Muskel auch bei *Anarrhichas* den Raum zwischen der Schädelseitenwand und dem Suspensorium völlig ausfüllt, ist die an sich offene Infraorbitalspalte des Syncraniums der Teleostier beim Katfisch von einem muskulösen „Gaumendach“ vollständig verschlossen. Seine Funktionsbedeutung als Gaumen wird erhöht, da unter dem *M. adductor arcus palatini* eine außerordentlich derbe Haut liegt, die viel straffes Bindegewebe enthält. Ihre Dicke schwankt zwischen 2—4 mm. Die Funktionstüchtigkeit dieses lateralen Gaumendaches beweisen die Borsten des Polychäten *Aphrodite*, die oft in großer Menge in der Gaumenhaut der in der

Barentssee gefangenen Katfische steckten. Außerdem zeigte die Gaumenhaut der untersuchten Katfische selten Risse oder Schnitte, die ja eigentlich von den Splintern der zerquetschten hartschaligen Nahrung verursacht werden müßten.

Funktion:

Der Muskel adduziert das dilatierte Suspensorium und erhöht im kontrahierten Zustand die Festigkeit des Gaumendaches.

Der M. adductor hyomandibularis (Abb. 11: 16)

Der M. adductor hyomandibularis ist ein kurzer, drehrunder Muskel mit quer zur Körperachse gerichtetem Faserverlauf. Er trennt, zusammen mit dem M. adductor operculi, die M. levatores externi der Kiemenbögen von deren Mm. levatores posteriores. Sein Ursprungsgebiet liegt dicht unterhalb des Cranio-Hyomandibular-

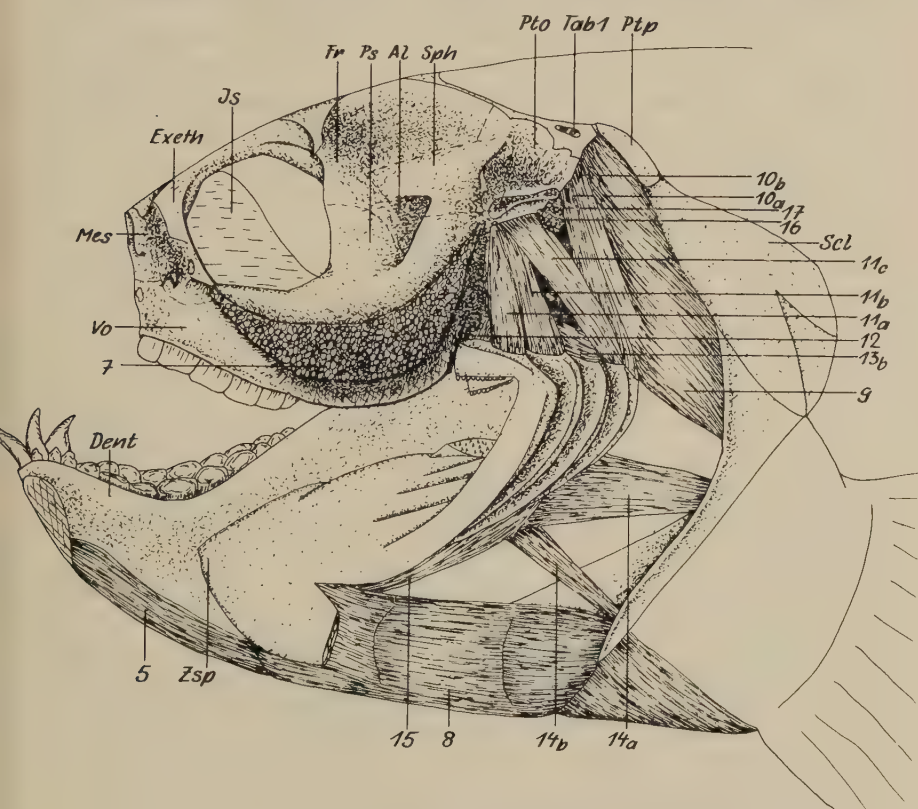


Abb. 11. *Anarrhichas lupus*; das Innere des Schädels; von der Seite; entfernt sind das linke Suspensorium und die linke Mandibel.

gelenks, dort, wo das Pter-, das Opisth- und das Prooticum zusammen eine gemeinsame Knochennaht bilden. Er inseriert auf der Innenseite der Hyomandibula, zwischen deren dorso-caudalem und zum Operculum gelegenen Gelenkkopf.

Funktion:

Der *M. adductor hyomandibularis* adduziert das Suspensorium, indem er an dessen obersten Teil, dem Hyomandibulare, angreift.

Der *M. adductor operculi* (Abb. 11: 17)

gehört wie der *M. adductor hyomandibularis*, zu den wenigen kurzen, quer gestellten Muskeln, die an der Seitenfläche des Hinterhauptes ansitzen und zwar in der Vertiefung, die vom Opisth-, Pter- und Prooticum unterhalb des Cranio-Hyomandibulargelenkes gebildet wird. Der Muskel inseriert an der dorsalen Kante des Operculare, nahe dem Operculo-Hyomandibulargelenk, an der Innenseite des Operculare und erstreckt sich mit seiner Insertionsfläche von da aus ein wenig caudad. Sein Insertionsgebiet ist durch eine Leiste von dem des *M. levator operculi* abgetrennt.

Funktion:

Der Muskel adduziert das Operculare. Dabei dreht sich das Opercular um sein Gelenk mit dem Hyomandibulare. Der *M. adductor operculi* wirkt als Antagonist der *Mm. levator operculi* und *dilatator operculi*.

Der *M. levator operculi* (Abb. 7: 1)

stellt einen einheitlichen, flachen Muskel dar, dessen Fasern, schwach caudad abgelenkt, dorso-ventrad verlaufen. Die Zweiteilung des Muskels, die Dietz (1921) für *Anarrhichas* angibt — er beschreibt einen *M. levator operculi* I und einen *M. levator operculi* II — konnte ich nur bei relativ jungen, kleinen Exemplaren finden. Bei älteren Individuen sind beide Teile vollständig miteinander verschmolzen. Durch die flächenhafte Ausbildung schließt der Muskel dorsad die Kiemenspalte, da er mit seiner rostralen Seite dem *M. dilatator operculi* anliegt. Sein Ursprungsgebiet sind die laterale Kante des Pteroticumflügels, das straffe Bindegewebe zwischen dem Hinterhaupt und dem Schultergürtel, das Posttemporale und das Supracleithrum. Der Muskel inseriert auf einer langgezogenen Kante, die sich vom dorsalen Processus des Operculare an dessen dorsalen Rand entlang zieht bis zum Suboperculare. Eine Leiste auf

der Innenseite des Operculare trennt sein Ansatzgebiet von dem des *M. adductor operculi*.

Funktion:

Der Muskel zieht das Operculum dorsad und leitet die Öffnung des Maules ein über die Zwischenelemente des Interoperculum und des Lig. mandibulo-interoperculare, die seine Kontraktion an das Angulare und somit die Mandibel weiterleiten.

Die Muskulatur der Hyalia

Der *M. protractor hyoidei* (Abb. 7, 11: 5) ist auf beiden Seiten des Kopfes zwischen der Symphyse des Unterkiefers und der Hyalgabel ausgespannt. Er ist ein drehrunder Muskel, der durch zwei quer zur Längsachse verlaufenden Sehnen in drei Teile gegliedert wird. Am Unterkiefer, nahe der Symphyse, beginnt der Muskel mit einem dorsalen und einem ventralen Teil, dazwischen liegt der *M. intermandibularis*. Kurz vor der ersten, mehr rostralen Quersehne, vereinigen sich der dorsale und ventrale Abschnitt des ersten Teiles. Bis hierher sind auch die Muskeln beider Seiten miteinander verwachsen. Danach ziehen sie getrennt zum caudalen Teil des Cerato- und Epihyale und heften sich fest an deren Außenseite und den dem Ceratohyale aufliegenden Köpfen der 2. und 3. Radii branchiostegi. Diese sind bindegewebig am Ceratohyale befestigt. Einige Fasern des Muskels ziehen zwischen den 4. und 5. Radii branchiostegi hindurch bis auf die Innenseite des sogen. Epihyale.

Holmquist (1910), Edgeworth (1911) und Dietz (1914) wiesen auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen nach, daß der vordere der drei Teile, zwischen denen der *M. intermandibularis* liegt, ein von einem primitiven *M. intermandibularis*, der als Konstriktor wirkte, abgespaltener Muskelabschnitt ist. Die bei primitiven Teleostiern oft noch deutlich sichtbare Unterteilung des *M. protractor hyoidei* durch eine Sehnenplatte — beim Hering sogar von funktionellem Wert (Kirchhoff 1958) — in eine Pars geniohyoidea und eine Pars interhyoidea ist bei *Anarrhichas* nur noch durch eine quer zur Richtung der Muskelfasern orientierte, dünne Sehne angedeutet.

Funktion:

Holmquist (1910) wies experimentell nach, daß der *M. protractor hyoidei* beim Schließen des Maules den Hyoidbogen adduziert und nicht, wie bis dahin angenommen wurde, den Unter-

kiefer senkt. Inzwischen ist seine Beobachtung mehrfach bestätigt worden. Holmquist beschrieb für *Cadus* und *Cottus* mehrere kleine Sehnen, mittels derer der *M. protractor hyoidei* auf einige Radii branchiostegi übergreift. Bei *Anarrhichas* verhält sich der Muskel ebenso. Er heftet sich mit einigen Fasern direkt, ohne Sehne, an der Außenseite der 2. und 3. Radii branchiostegi fest. Wie weiter oben beschrieben wurde, ziehen sogar einige Muskelfasern zwischen den 4. und 5. Radii branchiostegi hindurch auf die Innenseite des sog. Epihyale. Sie drehen bei Kontraktion des Muskels die Hyalspange in ihrer Gesamtheit um ihre Längsachse. Dabei wird die caudale und die ventrale Kante der Hyalia, der die Radii branchiostegi aufliegen, laterad gedreht, so daß die Radii branchiostegi fächerartig gespreizt werden. Die laterale postbranchiale Atmungshöhle (Woskoboinikoff 1932) wird dadurch erweitert und zwar gleichzeitig mit der beginnenden Verengung der oralen (praebranchialen Atmungshöhle).

Die Trennung des Muskels in einen ventralen und einen dorsalen Teil am Dentale, nahe der Symphyse hat nur phylogenetischen Wert (Edgeworth 1911). Eine funktionelle Bedeutung ist sicher nicht vorhanden, da beide Teile des Muskels am gleichen starren Knochenstück ansitzen.

Der *M. hyo-hyoideus* (Abb. 7, 12 B: 6)

Am *M. hyo-hyoideus* lassen sich deutlich eine Pars superior (Abb. 7, 12 B: 6a) (entspricht der Pars ventralis von Günther und Deckert 1960) und eine Pars inferior (Abb. 7, 12 B: 6b) (Pars dorsalis der gleichen Autoren) unterscheiden. Beide sind zwischen den Radii branchiostegi ausgespannt. Die Pars superior zieht dorsad, nahe dem Gelenkende der Radii branchiostegi und zwar auf der Außenseite dieser Knochenelemente; die Pars inferior liegt ventrad und zieht ebenfalls dorsad mit einer geringeren Menge ihrer Fasern, jedoch auf der Innenseite der Radii branchiostegi. Die Pars superior beginnt weit vorn an den Hypohyalia. Von dort aus zieht sie zum ersten Radius branchiostegus und löst sich in einzelne Abschnitte auf. Deren Muskelfasern laufen jeweils vom Gelenkende des unteren zu dem nächst höheren Radius. Die Pars inferior sendet ihre Fasern vom ersten Radius branchiostegus der linken zu dem der rechten Seite. Auf beiden Seiten ziehen noch einige Fasern von ihr auf der Innenseite über alle Radii branchio-

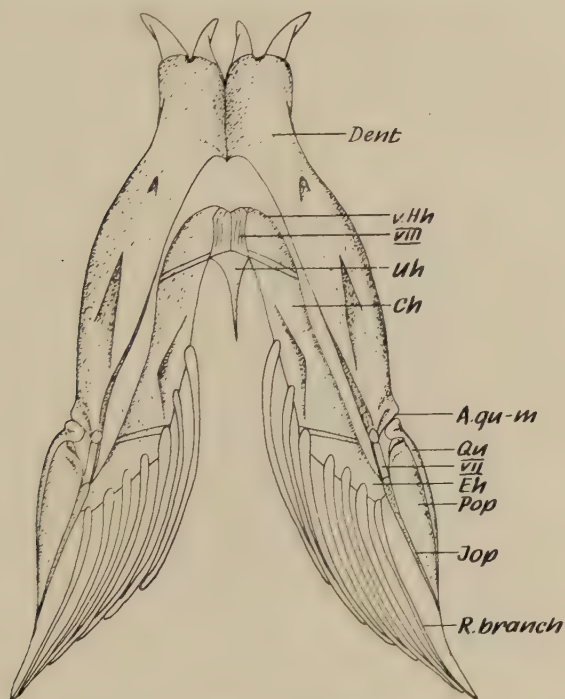


Abb. 12 A. *Anarrhichas lupus*; Unterkiefer; von unten; entfernt ist die gesamte Muskulatur.

stegi hinweg, hinauf bis zum Suboperculare. Ventrad bedeckt die Pars inferior den M. sternohyoideus, der weiter im inneren der Ventralseite des Kopfes liegt.

Da in der Bezeichnung der beiden Anteile des M. hyohyoideus recht verworrene Verhältnisse in der Literatur herrschen, sei an dieser Stelle versucht, eine Klärung der Nomenklatur dieser Abschnitte herbeizuführen. Um Irrtümer zu vermeiden, möchte ich mich auf die Funktion des Muskels beziehen und hierin auf die Angaben und Bezeichnungen von Günther und Deckert (1960). Beide Autoren bezeichnen den Teil des Muskels, der die Radii branchiostegi spreizt, also die branchiostegale Kiemenhöhle (laterale Kiemenhöhle von Woskoboïnikoff 1932) erweitert, als Pars ventralis, den Teil, der diese Kiemenhöhle verengt, also die Radii branchiostegi einander nähert, als Pars dorsalis. Als Verenger der lateralen Kiemenhöhle kann aber nur der Teil wirken, dessen Fasern auf der Innenseite der Radii branchiostegi entlang laufen, ganz gleich, ob bis zum Suboperculare oder nur bis zum ersten Radius. Dieser Teil wird in der Literatur meist Pars inferior genannt. Der Teil, der die laterale Kiemenhöhle erweitert, kann nur der außen gelegene Teil des Muskels sein, die Pars superior. Kriterium dieser beiden Teile des M. hyohyoideus ist also ihre Funktion. Die Topographie dieses Muskels führt sehr

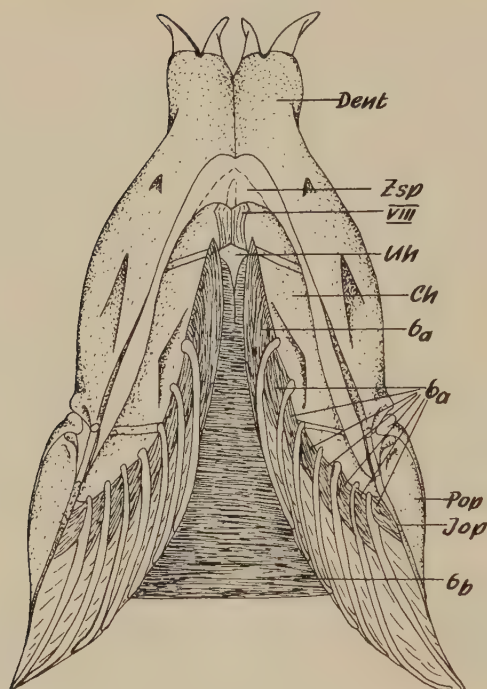


Abb. 12 B. *Anarrhichas lupus*; Unterkiefer mit dem *M. hyo-hyoideus*; von unten; entfernt sind der *M. protractor hyoidei* und der *M. intermandibularis*.

leicht zu Unklarheiten, wie die Literatur bis in die jüngste Vergangenheit zeigt. Kirchhoff (1958) setzt die Pars superior der Bezeichnung Pars dorsalis gleich und die Pars inferior der Pars ventralis. Beides ist aber offensichtlich nicht richtig. Auch die Bezeichnungen Pars ventralis und Pars dorsalis sind nicht sehr glücklich. Darum wäre es wohl am sichersten, immer die Pars, die die laterale Kiemenhöhle erweitert — und das kann nur die nach außen gelegene sein (Pars ventralis = Pars superior) — Pars lateralis, und die Pars, die an der Innenseite der Radii branchiostegi entlang zieht und die laterale Kiemenhöhle verengt (Pars dorsalis = Pars inferior) Pars medialis zu nennen. Dann könnte man sowohl von der Lage, als auch von der Funktion her eine unkomplizierte Identifizierung und Bezeichnung der beiden Teile des *M. hyo-hyoideus* vornehmen.

Funktion:

Die Pars superior beteiligt sich an der Inspiration, indem sie die branchiostegale Atmungshöhle erweitert; die Pars inferior ist ein Expirationsmuskel. Infolge ihrer Kontraktion nähert sie die Radii branchiostegi einander und verkleinert so die laterale Atmungshöhle.

Die Muskulatur der Kiemenbogen

Die dorsale Kiemenbogenmuskulatur

Die *Mm. levatores arcuum branchialium externi* (Abb. 11, 13 C: 11 a—c)

Es sind drei *Mm. levatores externi* vorhanden: *Levatores* des ersten, des zweiten und des vierten Kiemenbogens. Alle drei entspringen dicht unter dem Cranio-Hyomandibulargelenk, in dem Zwischenraum, der sich zwischen dem Ursprungsgebiet des *M. adductor arcus palatini* und dem des *M. adductor hyomandibularis* befindet. Diese Knochenpartie wird vom Pro- und Pteroticum gebildet. Am weitesten rostrad entspringt der Levator des ersten Kiemenbogens. Ihm folgt caudad, ein wenig ventrad versetzt, der Levator des zweiten Kiemenbogens. Dieser wird in seinem Ursprungsgebiet vollkommen vom Levator des vierten Kiemenbogens überdeckt, der sich in gleicher Linie, nicht wie der Levator des zweiten Kiemenbogens ein wenig ventrad versetzt, dem Ursprungsgebiet des Levators des ersten Kiemenbogens anschließt. In Richtung auf ihre Insertionsstellen werden alle drei bandartigen Muskeln dicker. Sie laufen als langgestreckter Keil vom Pro- und Pteroticum aus ventrad und caudad, und sie inserieren auf den Epibranchialia des 1., 2. u. 4. Kiemenbogens. Die Epibranchialia des 3. und 4. Kiemenbogens haben besondere, dorsad gerichtete *Processus* als Insertionsmarken verschiedener Muskeln. Von der Insertionsfläche der *Levatores* des vierten Kiemenbogens

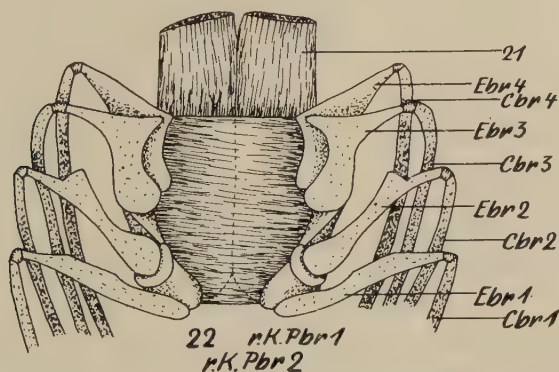


Abb. 13 A. *Anarrhichas lupus*; der dorsale Kiemenkorb; von oben; entfernt ist der *M. obliquo-transversus*.

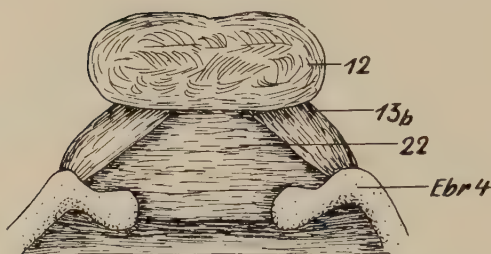


Abb. 13 B. *Anarrhichas lupus*; die Muskulatur des dorsalen Kiemenkorbes; von oben; entfernt ist die Occipitalregion des Neurocraniums.

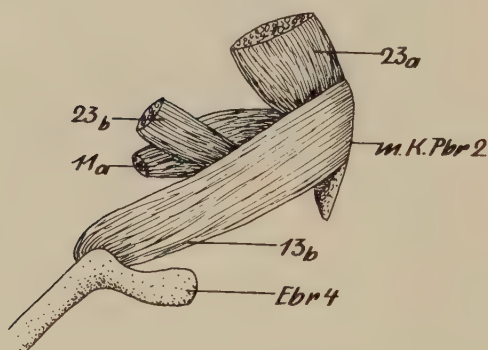


Abb. 13 C. *Anarrhichas lupus*; die rechten *Mm. levatores arcuum branchialium interni*; entfernt sind die Epibranchialia der ersten drei Kiemenbögen.

geht ein Band ab, welches die Epibranchialia des dritten und vierten Kiemenbogens miteinander verbindet. Dieses Band (Abb. 14 C: XII) läßt sich vielleicht als Rest eines verloren gegangenen Levators des dritten Kiemenbogens deuten, der nach Dietz (1921) bei primitiven Teleostiern noch vorhanden ist. Kirchhoff (1958) beschreibt solch einen Muskel für den Hering, Günther und Deckert (1953, 1955, 1959) beschreiben ihn für *Cyclothone*, *Gonostoma*, *Photostomias* und *Malacosteus*, Kämpf (1961) für den Hecht.

Funktion:

Die *Mm. levatores arcuum branchialium externi* übernehmen, zusammen mit den *Mm. levatores arcuum branchialium interni* und posteriores und dem *M. obliquo-transversus*, die Befestigung des Kiemenkorbes am Neurocranium. Bei *Anarrhichas lupus* besteht

nämlich keinerlei direkter Kontakt mehr zwischen den knöchernen Elementen des Kiemenkorbes und dem Neurocranium. Die *Mm. levatores arcuum branchialium externi* ziehen den Kiemenkorb nur wenig dorsad. Sie spreizen ihn vielmehr auf Grund ihrer Insertion an den Epibranchialia.

Die *Mm. levatores arcuum branchialium interni* (Abb. 13 C, 14 D: 23 a, 23 b)

Zwei *Mm. levatores arcuum branchialium interni* sind zu unterscheiden. Ihr Ursprungsgebiet liegt ventrad, dicht unter dem der *Mm. levatores arcuum branchialium externi*, ein wenig mehr caudad verschoben unter der Mitte des Cranio-Hyomandibulargelenkes. Diese Knochenpartie gehört nur zum Pteroticum. Der *M. levator arcus branchialis internus anterior* inseriert genau zwischen den Artikulationen der ersten und zweiten Epibranchialia, an ihren dicht beieinander liegenden Pharyngobranchialia. Der *M. levator arcus branchialis internus posterior* zieht zu den Pharyngobranchialia des zweiten und dritten Kiemenbogens. Beide Muskeln schieben sich zwischen den zwei *M. obliqui dorsales* durch.

Funktion:

Die Muskeln ziehen die Pharyngobranchialia und die mit ihnen verbundenen Epibranchialia dorsad. Durch seine Lage bedingt, hebt der *M. levator arcus branchialis internus posterior* nicht nur den Kiemenkorb an, sondern er hilft auch mit ihm zu erweitern, indem er die caudale Partie des Kiemenkorbes spreizt.

Die *Mm. levatores arcuum branchialium posteriores* (Abb. 11: 10 a, 10 b)

Die beiden *Mm. levatores arcuum branchialium posteriores* sind lang und bandförmig. Die *Mm. adductores hyomandibularis* und operculi trennen sie von den *Mm. levatores arcuum branchialium externi* und interni ab. Sie beginnen dicht beieinander am caudalen Teil des Pteroticum, nahe der Grenze zum Opisthoticum. Der vordere zieht zum dorsalen Processus des Epibranchiale des 4. Kiemenbogens, der hintere endet mit seinen Fasern frei in der Haut, die sich zwischen dem 4., dem bis auf die Ceratobranchialia reduzierten 5. Kiemenbogen und dem Cleithrum ausspannt. Wahrscheinlich hat er ursprünglich am verlorengegangenen Epibranchiale des 5. Kiemenbogens inseriert.

Funktion:

Da der vordere *M. levator arcus branchialis posterioris* weiter caudad und mehr innen auf dem 4. Kiemenbogen ansitzt als der *M. levator externus* des gleichen Bogens, dreht er den 4. Kiemenbogen bei Kontraktion nach außen. Die Erweiterung des caudalen Kiemenkorbes ist stärker als bei Kontraktion der *Mm. levatores externi*. Der hintere *M. levator branchialis posterioris* vermag nur die Haut, in der er sich verliert, dorsad zu ziehen. Funktionell hat das sicher keine Bedeutung. Diese „Insertion“ des Muskels ist aber für die vergleichend-anatomische Betrachtung von Interesse. Dietz (1921) gibt an, daß dieser Muskel, wenn überhaupt vorhanden, auf verschiedene Weise inseriert. Entweder zieht er als *M. cephalo-scapularis* zum Cleithrum, oder, wie bei *Anarrhichas*, endet frei in den Häuten, die sich zwischen dem Schultergürtel und dem Kiemenkorb befinden.

Die *Mm. obliqui dorsales* (Abb. 11, 13 B, 13 C, 14 B, 14 C, 14 D: 13)

Nach Dietz kommen zwei *Mm. obliqui dorsales* nur bei den primitiven Teleostiern vor. *Anarrhichas* besitzt jedoch zwei *Mm. obliqui dorsales*, einen anterior (Abb.: 14 B; 13 a) und einen posterior (Abb.: 13 C; 13 b). Der vordere ist höchst sonderbar gestaltet. Er besteht aus einer rostralen (13 a) und einer caudalen (13 a') Portion. Beide Portionen entspringen vom Basioccipitale und ziehen durch den ringförmigen *M. obliquo-transversus* hindurch. Die rostrale Portion des Muskels inseriert auf der dorsalen Kante des Pharyngobranchiale des ersten und dem vorderen Teil des Epibranchiale des zweiten Kiemenbogens. Die hintere Portion des *M. ob-*

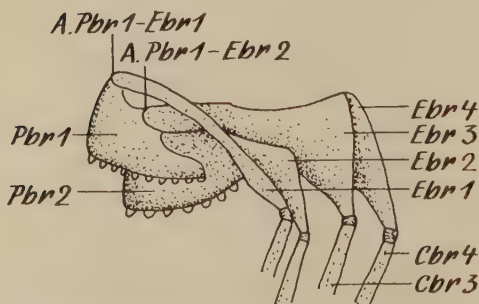


Abb. 14 A. *Anarrhichas lupus*; die linken Epi- und Pharyngobranchialia; von der Seite; entfernt ist die dorsale Kiemenbogenmuskulatur.

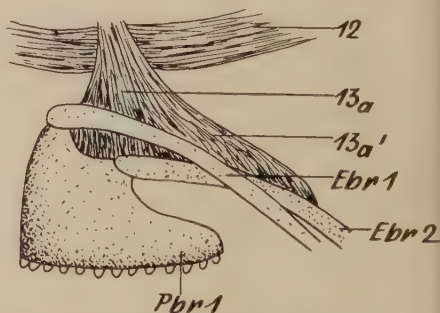


Abb. 14 B. *Anarrhichas lupus*; der *M. obliquus dorsalis anterior*; von der Seite; entfernt sind die *Mm. levatores externi* und *interni* des dorsalen Kiemenkorbes.

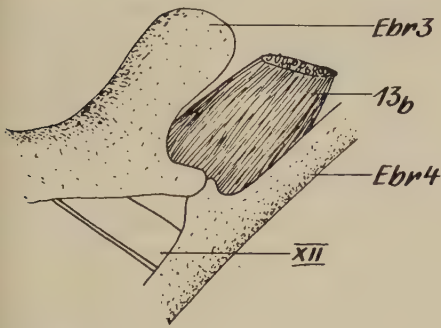


Abb. 14C. *Anarrhichas lupus*; die Epibranchialia des dritten und vierten Kiemenbogens der linken Seite; von oben und von hinten; beide Knochenelemente sind seitlich gespreizt, um das Band XII zu zeigen.

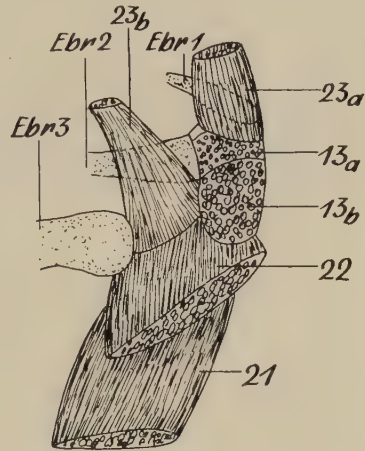


Abb. 14D. *Anarrhichas lupus*; die Insertionsgebiete der dorsalen Kiemenbogenmuskeln der linken Seite; von oben und von hinten; entfernt ist der M. obliquotransversus.

liques dorsalis anterior inseriert am caudalen Teil des Epibranchiale des zweiten Kiemenbogens, dicht hinter dem Insertionsgebiet der rostralen Portion dieses Muskels. Der M. obliquus dorsalis posterior entspringt von der zur Mediane geneigten Fläche des Pharyngobranchiale des zweiten Kiemenbogens. Von hier aus zieht er caudad, liegt den Gelenken der Pharyngobranchialia und Epibranchialia auf und inseriert an den dicht beieinander stehenden dorsalen Processus der Epibranchialia des 3. und 4. Kiemenbogens. Mit seinem Ursprungsgebiet weicht dieser Muskel auch von den Dietz'schen Angaben über den „Acanthopterygoiden-Typus“, ab.

Funktion:

Beide Muskeln beteiligen sich an der Erweiterung des Schlundeinganges und an den Greif- und Schubbewegungen der Pharyngobranchialzähnnchen. Hält man das als Ursprung des M. obliquus dorsalis posterior beschriebene Pharyngobranchiale des zweiten Kiemenbogens fest, so zieht der Muskel die Epibranchialia des 3. und 4. Kiemenbogens etwas dorsad, aber gleichzeitig stark laterad. Der Kiemenkorb wird in diesem Abschnitt erweitert. Hält man andererseits das Insertionsgebiet des Muskels fest, so werden die Zähnnchen der Pharyngobranchialia des zweiten Kiemenbogens mediad und caudad gezogen. Dabei rotieren sie um die Längsachse ihrer Pha-

ryngobranchialia, folglich führen sie ergriffene Nahrungsbrocken wie eine Harke dem Schlunde zu. Die beiden Portionen des *M. obl. d. anterior* erweitern ebenfalls den Kiemenkorb. In welcher Weise und Reihenfolge die beschriebenen Funktionen beim lebenden Fisch ablaufen, ist schwer zu entscheiden, da diese Vorgänge sich der unmittelbaren Beobachtung entziehen.

Der M. transversus (Abb. 13 A, 13 B, 14 D; 22)

Dieser Muskel verbindet die dorsalen Kanten der Pharyngobranchialia des 2. und 3. Kiemenbogens und die Epibranchialia des 3. und 4. Kiemenbogens jeder Seite. Er bildet das Dach des vorderen dorsalen Schlundabschnittes.

Funktion:

Der Muskel nähert die Knochenelemente einander, an denen er ansitzt. Er verengt den dorsalen Abschnitt des Kiemenkorbes.

Der M. obliquo-transversus dorsalis (Abb. 11, 13 B, 14 B; 12)

Der *M. obliquo-transversus dorsalis* hat sich nach Dietz (1921) aus dem vorderen Abschnitt des *M. transversus dorsalis* herausdifferenziert. Es ist ein dicker, kappenartiger Muskel, der den Pharyngobranchialia des 1. und 2. Kiemenbogens aufliegt. Seine Fasern zeigen einen halbkreisförmigen Verlauf. Sie vereinigen sich in einer sehnigen Mittelwand, die senkrecht in der Medianen auf der Horizontalen steht.

Funktion:

Über die Funktion des Muskels kann ich keine konkreten Angaben machen, da er weder eine echte Insertion noch einen echten Ursprung erkennen läßt. Er scheint ein Hautmuskel zu sein, der den Kiemenkorb gegen das Basioccipitale abpolstert.

Der M. retractor ossium pharyngealium dorsalis (Abb. 13 A, 14 D; 21)

Dieser Muskel entspringt von der Ventralseite der 5. bis 7. Wirbel. Von hier zieht er rostrad zu den Pharyngobranchialia. Wegen ihrer Insertion an den zur Mediane gelegenen Kanten der Pharyngobranchialia retrahieren seine Fasern nicht nur die Pharyngobranchialia, sondern sie bewirken gleichzeitig, daß die Pharyngo-

branchialia um ihre Längsachse rotieren. Der Muskel hat die gleiche, noch gesteigerte Wirkung, wie der M. obliquus dorsalis posterior. Die Pharyngobranchialzähnen rotieren um die Längsachse ihrer Pharyngobranchialia, werden mediad und caudad gezogen, so daß ihre Spitzen im kontrahierten Zustand des Muskels sogar ein wenig dorsad weisen. Bei diesen Drehbewegungen führen sie die Nahrung dem Schlunde zu.

Die ventrale Kiemenbogenmuskulatur.

Die Mm. obliqui ventrales (Abb. 15 B: 19 a—c)

Es sind drei Paar dieser Muskeln ausgebildet. Sie liegen auf der Unterseite der Kiemenbogen und verbinden die Ceratobranchialia mit den Hypobranchialia der ersten drei Kiemenbogen. Dadurch überbrücken sie ventral die Cerato-Hypobranchialgelenke. Eine Ausnahme bezüglich der Insertion ist an den Mm. obliqui des dritten Kiemenbogens zu beobachten. Diese Muskeln inserieren am rostralen Processus und dessen „halbelliptischer Sehne“ (Dietz 1921).

Funktion:

Die Muskeln erweitern den ventralen Teil des Kiemenkorbes, indem sie die Ceratobranchialia laterad ziehen. Sie vergrößern den Winkel, den die Cerato- und Hypobranchialia bei zusammengefaltetem Kiemenkorb bilden.

Der M. interarcualis $3/4$ (Abb. 15 B: 20)

Ein M. interarcualis $3/4$ ist vorhanden. Er besteht aus einem medialen und einem lateralen Teil. Beide entspringen von dem Ceratobranchiale des 4. Kiemenbogens. Der mediale Teil des Muskels inseriert am Hypobranchiale des dritten Kiemenbogens, der laterale am rostralen Dorn des dritten Hypobranchiale. Vom medialen Teil aus ziehen Muskelfasern mediad und vereinigen sich mit denen der Gegenseite, deren medialer Teil des M. interarcualis $3/4$ ebenfalls Fasern mediad schickt. Wahrscheinlich haben sich diese Fasern der von Dietz bei *Gobius* beschriebenen „halbelliptischen Sehne“ als Insertionsgebiet bedient, so daß bei *Anarrhichas* diese Sehne zum M. interarcualis $3/4$ gehört.

Funktion:

Durch die Kontraktion dieses Muskels wird der Kiemenkorb zwischen der Copula des 3. und des 4. Kiemenbogens abgeknickt, so

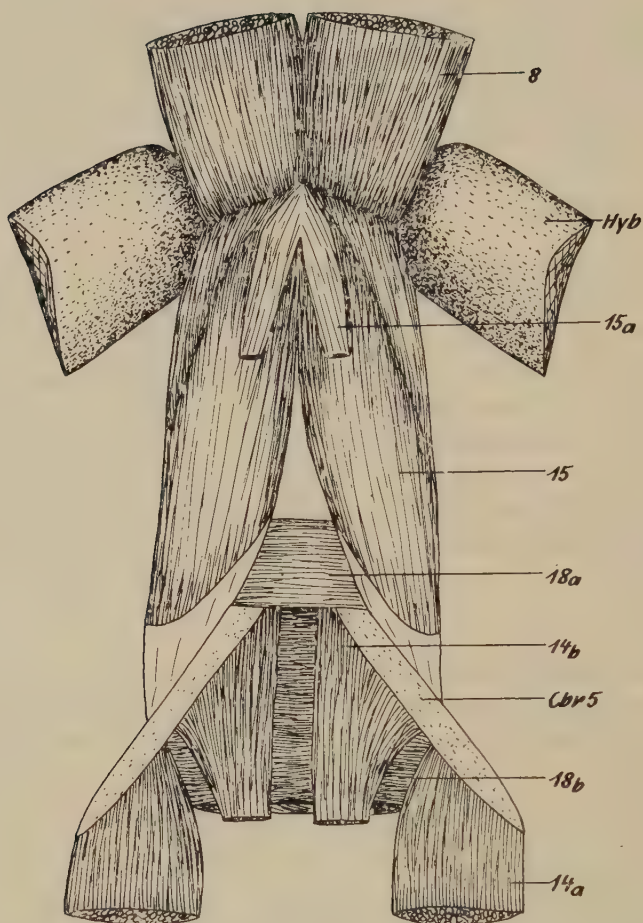


Abb. 15 A. *Anarrhichas lupus*; die ventrale Muskulatur, über der die des ventralen Kiemenkorbes liegt; von unten; der M. sterno-hyoideus ist nach vorn geklappt.

daß die Länge des ventralen Kiemenkorbes sich verringert. Dieser Vorgang könnte für den Transport der Nahrung caudad bedeutungsvoll sein.

Die Mm. transversiventrals (Abb. 15 A, 15 B: 18 a, 18 b)

Ein M. transversus ventralis anterior und ein M. posterior lassen sich unterscheiden. Der vordere Muskel ist dickbauchig, der hintere gleicht einer Muskelplatte. Der M. transversus anterior verbindet die Ceratobranchialia des 4., der M. transversus posterior die des 5. Kiemenbogens.

Funktion:

Die Muskeln nähern die Knochenelemente des ventralen Kiemenbogens, an denen sie festgewachsen sind, einander. Sie verengen das caudale Ende des ventralen Kiemenkorbes.

Die *Mm. interbranchiales* sind nur am ersten Kiemenbogen schwach angedeutet.

Der *M. pharyngo-hyoideus* (Abb. 11, 15 A: 15)

Der *M. pharyngo-hyoideus* entspringt von den lateralen Flächen des Urohyale. Er zieht von dort aus, den Muskeln des ventralen Kiemenkorbes anliegend, zu den Ceratobranchialia des 5. Kiemenbogens. Mittels einer schmalen Sehne inseriert er an dessen Längs-

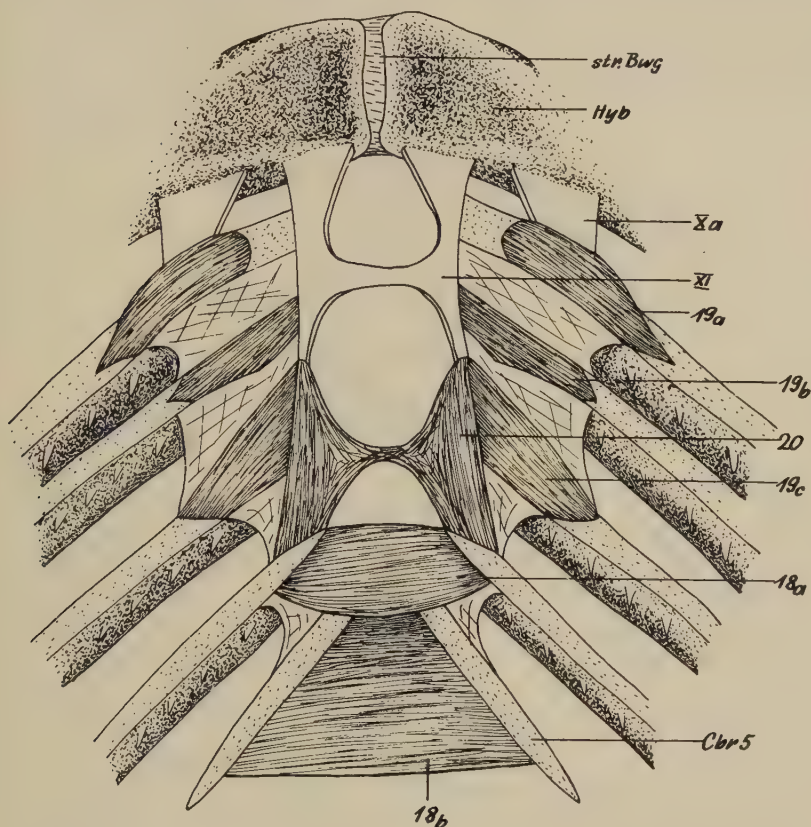


Abb. 15 B. *Anarrhichas lupus*; die ventrale Kiemenbogenmuskulatur; von unten; der Kiemenkorb ist auseinander gedrückt.

kante. In seinem Ursprungsgebiet am Urohyale trennt sich eine kleine Portion ab (15 a), die sich an der Spitze des rostralen Processus des Hypobranchiale des 3. Kiemenbogens befestigt.

Die Muskulatur des Schultergürtels und der M. sterno-hyoideus

Die Mm. pharyngo-claviculares

(Abb. 11, 15 A: 14 a, 14 b)

Je ein M. pharyngo-clavicularis internus und externus sind ausgebildet. Beides sind breite, bandartige Muskeln, die gemeinsam am Ceratohyale des 5. Kiemenbogens inserieren, der M. externus ventral, der M. internus dorsal. Der M. externus entspringt von dem aufsteigenden Ast des Cleithrums, nahe dem dorsalen Ursprungsgebiet des M. sterno-hyoideus. Der M. internus entspringt vom mittleren Teil des Cleithrums, von dessen rostrad weisender Fläche, nahe der Insertion des M. trapezius.

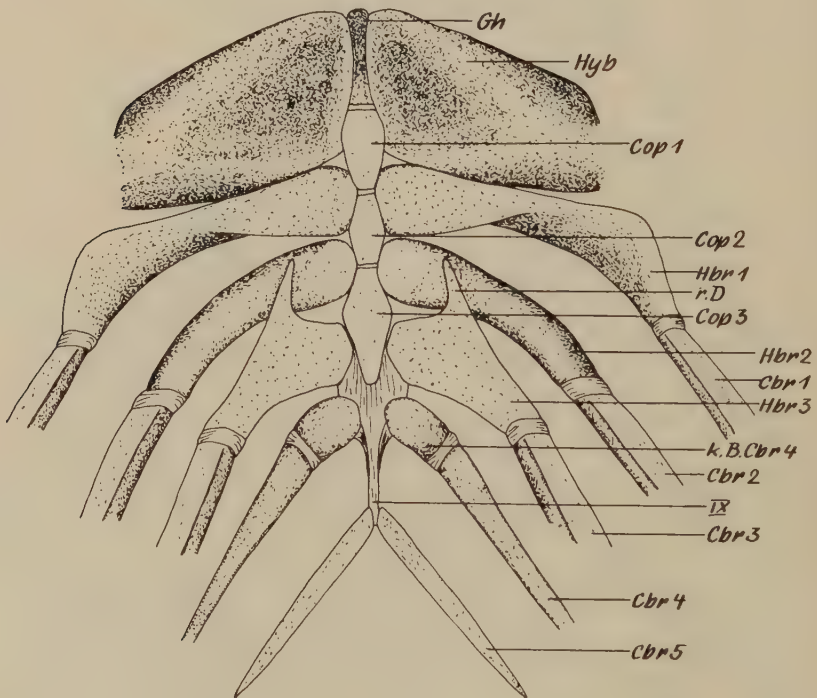


Abb. 16 A. *Anarrhichas lupus*; ventrale Seite des ventralen Kiemenkorbes; von unten; entfernt ist die gesamte Muskulatur; der Kiemenkorb ist auseinander gedrückt.

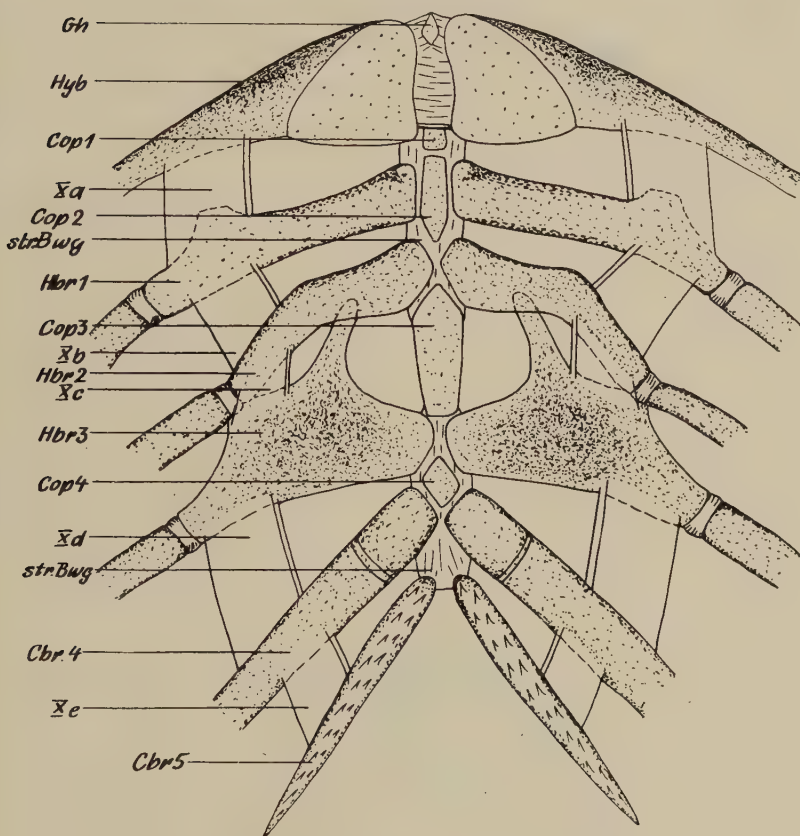


Abb. 16 B. *Anarrhichas lupus*; dorsale Seite des ventralen Kiemenkorbes; von oben; der Kiemenkorb ist auseinander gedrückt.

Funktion:

Der *M. pharyngo-clavicularis externus* erweitert den Kiemenkorb, indem er das Ceratobranchiale des 5. Kiemenbogens ventrad zieht. Der *M. pharyngo-clavicularis internus* zieht die caudale Partie des Kiemenkorbes zurück. Beide Muskeln spielen sicher eine Rolle bei den Schling- und Schluckbewegungen.

Der *M. trapezius* (Abb. 11: 9)

Der *M. trapezius* stammt von den *Mm. levatores posteriores* des dorsalen Kiemenbogens ab (Lubosch 1938). Er gehört demnach zur Kiemenbogenmuskulatur. Ich habe ihn deswegen zum Schultergürtel gestellt, weil er bei *Anarrhichas* mit diesem in einem funk-

tionellen Zusammenhang steht. Die meisten Teleostier haben einen caudad an der Seitenwand des Neurocraniums gelegenen *M. trapezius*, der sich quantitativ nicht oder nur unbedeutend von den übrigen *Mm. levatores* unterscheidet. Bei *Anarrhichas* zeigt der Muskel in seiner Position und Größe ein völlig anderes Verhalten. Er ist hier außerordentlich groß und lang und auf die transversal-senkrechte Rückwand des Neurocraniums gewandert. Er entspringt von einem laterad ausladenden Flügel des Pteroticum. Von dort zieht er schräg caudad abwärts und inseriert auf der rostralen Fläche vom Posttemporale, dem Supracleithrum, Cleithrum und dessen auf der Innenseite zur Mediane vorspringenden Leiste. Die Insertionsfläche ist außerordentlich groß und reicht weit ventrad am Schultergürtel.

„Bei den Teleostiern scheint ein zweiteiliger Protractor pectoralis, vom Schädel zum Cleithrum und Supracleithrum gehend, stets vorhanden (bisweilen als Trapezius angesprochen). Ein Levator pectoralis pflegt vom Basioccipitale oder dem Parasphenoid zu entspringen und an der inneren Fläche des Cleithrum zu inserieren“ (R a u t h e r 1937, Seite 562).

Zweifellos ist der erste der beiden Muskeln, die Rauther ihrer Lage nach beschreibt, bei *Anarrhichas* vorhanden. Er ist mit unserem *M. trapezius* identisch. Schwierig ist die Entscheidung, ob dem, im übrigen hier nicht beobachteten „Levator pectoralis“, ein Band (Abb.: 17, XIX) entsprechen könnte, das bei *Anarrhichas* zwischen dem Basioccipitale und dem Cleithrum ausgespannt ist.

Funktion:

Der Muskel hebt das Neurocranium, vor allem dessen rostrale Spitze, wenn der Schultergürtel durch die Körpermuskulatur starr gehalten wird. Der Muskel kann aber auch den Schultergürtel nach vorn ziehen („*M. protractor pectoralis*“: Rauther 1937). Das dürfte aber hier kaum der Fall sein, da der Sinn dieser Bewegung (Erweiterung des postbranchialen Schlundes für die Passage großer Nahrungsbrocken) für *Anarrhichas lupus* nicht verständlich ist. Die Anteile seiner hartschaligen Nahrung, die *Anarrhichas* verschlingt, sind nur Weichteile oder geformte Teile von geringer Größe, die Trümmer der Panzer seiner Beute. Die erste Bewegung, das Anheben des schweren, massiven Neurocraniums, wird wohl die eigentliche Funktion des Muskels bei *Anarrhichas* sein. Durch die Kontraktion des schräg caudad und ventrad gestellten *M. trapezius* wird das Neurocranium gehoben, besonders an der Spitze, den Praemaxillaria. Das

Maul öffnet sich, da der Muskel die Gruppe der Mundöffner unterstützt.

Der hypaxonische Muskelzug (Abb. 17: M. hypax)

Beinahe ebenso kräftig wie der M. trapezius ist ein laterad am Basioccipitale weit rostrad inserierender Muskelzug der hypaxonischen Muskulatur. Er liegt mediad vom Schultergürtel. Daß es sich um einen Abkömmling der Körpermuskulatur handelt, zeigen die vielen transversalen Sehnenplatten, die ihn unterteilen und sein „Ursprung“: Caudad vom Schultergürtel geht er nämlich aus der Körpermuskulatur hervor. Da die Anzahl der transversalen Sehnenplatten innerhalb der Individuen einer Art variiert, scheint es sich hierbei um eine noch relativ junge Bildung zu handeln. Die hypaxonische Körpermuskulatur hat durch die Insertion an den Seitenflächen des Basioccipitale eine verbesserte Angriffsmöglichkeit und Einwirkung auf das Neurocranium. Günther und Deckert (1955, 1959) beschrieben die gleichen, noch weiter rostrad inserie-

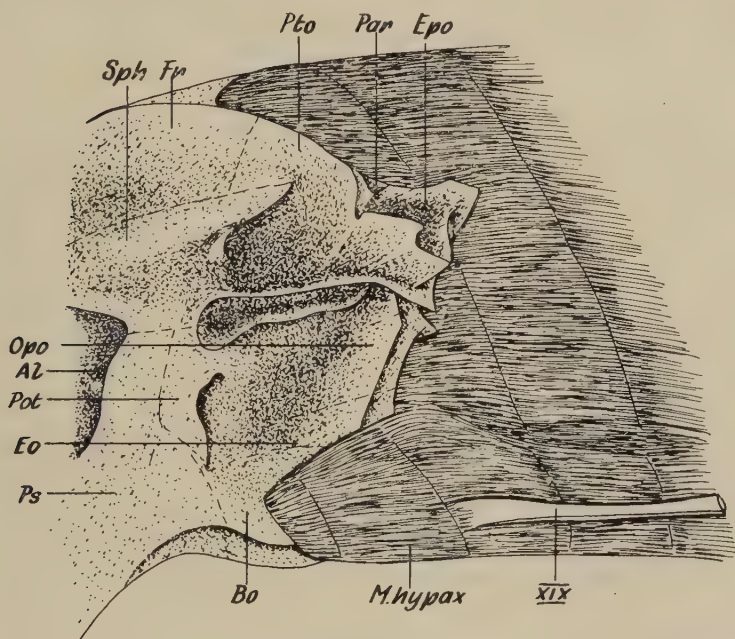


Abb. 17. *Anarrhichas lupus*; die linke Seite der Occipitalregion des Neurocraniums und der rostrad vorfassende Zug der hypaxonischen Muskulatur; von der Seite; entfernt sind der Kiemenkorb, der M. trapezius, der M. dilatator operculi, der M. levator operculi, der linke Schultergürtel und der linke Kieferstiel.

renden hypaxonischen Muskelzüge bei den Isospondylen *Chauliodus*, *Photostomias* und *Malacosteus*.

Funktion:

Der seitliche Muskelzug der hypaxonischen Muskulatur wirkt als Depressor neurocranii und damit im besonderen als Antagonist des vorher beschriebenen *M. trapezius*. Er zieht das Neurocranium nach unten, besonders dessen Spitze. Diese Deutung erscheint mir als die richtige, sowohl für die Funktion des *M. trapezius* als auch für die seitlich rostrad vorgreifenden Züge der hypaxonischen Muskulatur von *Anarrhichas*. Eine Erleichterung beim Heben des schweren Oberkiefers — im Aquarium mehrfach beobachtet beim Gähnen und der Aufnahme besonders großer Nahrungsbrocken — durch den *M. trapezius* ist, bei *Anarrhichas* zumindest, sinnvoll. Beides läßt sich gut unter dem Gesichtspunkt der Durophagie und der damit verbundenen Massivität des Neurocraniums erklären. Die *M. trapezius* und der laterale Muskelzug der hypaxonischen Muskulatur sind also Antagonisten, die als akzessorische Muskeln die Öffnungs- und Schließbewegungen des Maules unterstützen.

Der *M. sterno-hyoideus* (Abb. 11: 8)

Der *M. sterno-hyoideus* erstreckt sich als ein kräftiger, langer Muskel der Ventralseite zwischen Schultergürtel und Hyalbogen. Er ist in drei Myomere unterteilt. Der Muskel entspringt von der unteren, rostrad und mediad orientierten Fläche des Cleithrums. Dorsal begrenzt sein Ursprungsgebiet der *M. pharyngo-clavicularis externus*. Caudad sitzt hinter diesem Ursprungsgebiet am Cleithrum die hypaxonische Bauchmuskulatur an. Sie unterstützt die Zugbewegung des *M. sterno-hyoideus* auf das Urohyale, an dessen Seitenflächen der Muskel inseriert. Zwei ventrale Bänder (Abb. 13 A, 13 B: VIII) zwischen dem Urohyale und den Hypohyalia und straffes Bindegewebe, welches die genannten Elemente ebenfalls fest verbindet, geben den Zug des *M. sterno-hyoideus* an den Hyalbogen weiter. Der Muskel hat caudad keine Verbindung mehr mit der hypaxonischen Muskulatur, da alle seine Fasern vom Cleithrum entspringen.

Funktion:

Der Muskel öffnet über die ventrale kinetische Kette das Maul, indem er den Unterkiefer absenkt. Die gleiche Wirkung wird erzielt, wenn der Muskel, bei extremer Retraktion des Cleithrums durch die

hypaxonische Muskulatur, als Band wirkt. Der Muskel ist sowohl für die Nahrungsaufnahme, als auch für die Atmung als Inspirationsmuskel wichtig.

c) Der Quetschmechanismus des Syncraniums

Um bei der Analyse des Quetschmechanismus von *Anarrhichas lupus* den funktionellen Konnex nahezu aller Elemente des Syncraniums nicht allzusehr zu zerreißen, sollen nacheinander folgende Phasen, deren Reihenfolge den natürlichen Vorgängen entspricht, beleuchtet werden: Das Öffnen des Maules; das Schließen des Maules, verbunden mit dem Zerquetschen der Muscheln; die Aufnahme und Ableitung des Quetschdruckes durch das Oberkieferdach.

Zwei Funktionsketten öffnen über Zwischenglieder das Maul der Teleostier, eine ventrale, die vom M. sterno-hyoideus, und eine dorsale, die vom M. levator operculi ausgeht. Sie vereinigen sich im Gebiet des Interoperculum und des Stylhyale und wirken von da aus auf das gleiche Endglied, die Mandibel, ein. Im funktionellen Zusammenhang mit der Mandibel stehen das Praemaxillare und das Maxillare, die durch Bänder der abduzierten Mandibel disloziert werden.

Die gleichen Mechanismen bestehen auch bei *Anarrhichas*, nur sind sie in bestimmter Weise verstärkt oder gehemmt. Zunächst sei die erste Funktionskette mit dem Anfangsglied des M. sterno-hyoideus erläutert.

Die Kontraktion des M. sterno-hyoideus biegt die Copula communis dorsal auf und senkt besonders ihre ventro-rostrale Spitze ventrad-caudad ab. Die dort befestigte Hyalgabel weicht caudad aus, soweit das am Hyomandibulare syndesmotisch befestigte Stylhyale dies gestattet. Dabei dreht sich das Stylhyale um sein Gelenk mit dem Epihyale und um seine Syndesmose mit dem Hyomandibulare caudad, und es nimmt in dieser Bewegung das bindegewebig straff und ohne Spielraum an ihm befestigte Interoperculare caudad mit. Das Lig. mandibulo-interoperculare wird dabei gespannt, überträgt die Retraktion des genannten Komplexes auf die Mandibel und senkt sie ab. Eine gewisse Zeit vergeht hierbei, ehe jenes Ligament gespannt ist und den Zug überträgt. In dieser Konstruktion des *Anarrhichas* besteht also noch wie bei den meisten anderen Teleostiern ein „toter Gang“. Sobald die Stylhyalia dem auf sie einwirkenden Druck caudad nicht mehr nachgeben können, setzen

die im übrigen starren und sich nun spreizenden Äste der Hyalgabel diesen Druck in einen laterad wirkenden Druck um und schwenken die Suspensorien seitwärts aus. Diese Bewegung kann von dem *M. levator arcus palatini* und *M. levator hyomandibularis* unterstützt werden.

Bei *Anarrhichas* ist dieser Mechanismus im Bereich des Komplexes Interoperculare-Epihyale-Stylhyale auffällig modifiziert. Während bei vielen Fischen das Interoperculare in Höhe der Mitte des Stylhyale oder sogar noch weiter dorsad sich befindet, ist es bei *Anarrhichas* am ventralen Ende des Stylhyale und am dorsalen des Epihyale befestigt. Das Gelenk Epihyale-Stylhyale ist geradezu an der Innenseite des Interoperculare angewachsen, so daß sich beide Spangenknochen gegen das Interoperculare abstützen können. Der Vorteil dieser Einrichtung besteht darin, daß die geringste Retraktion der Hyalia, hervorgerufen im Falle der ventralen Funktionskette vom *M. sterno-hyoideus*, sehr schnell das Interoperculare zurückführt und die Mandibel senkt. Wäre das Interoperculare in der Mitte des Stylhyale oder noch weiter dorsad befestigt, so müßten Epi- und Stylhyale wesentlich stärker retrahiert werden, damit die Mandibel in gleichem Maße wie bei *Anarrhichas* gesenkt wird.

Bis jetzt ergeben sich daraus zwei Effekte zur Vergrößerung des Lumens der Mundhöhle. Die erste Vergrößerung ihres Lumens erfolgt mit der Retraktion und Abduktion des ventralen Teiles der Hyalgabel; sie bedeutet eine Vertiefung des Mundhöhlenbodens und damit eine Erweiterung der Mundhöhle in der Vertikalen. Die zweite Vergrößerung erfolgt mit der Arretierung der Caudad-Drehung des Stylhyale, nach der das Suspensorium laterad gedrückt wird durch die dorsalen Enden der Hyalgabel. Dies ist eine Erweiterung der Mundhöhle laterad in der Horizontalen.

Bei den eben beschriebenen Vorgängen des Erweiterns der Mundhöhle wölben die Hypohyalia die Mundbodenhaut hervor, beulen sie aus und treten auch äußerlich sichtbar in Erscheinung. Ebenso ist die Erweiterung der lateralen Kiemenhöhle gut zu sehen, wenn man den Fisch im Moment des Ansaugens der Muscheln von oben her betrachtet.

Auch die zweite Funktionskette, die vom *M. levator operculi* ausgeht und über das Operculare-Suboperculare zum Interoperculare führt, senkt die Mandibel vom Interoperculare an auf die gleiche Weise wie die ventrale kinetische Kette. Allerdings ist diese

Funktionskette im Vergleich zur ventralen bei *Anarrhichas* nicht so erfolgreich. Sie leitet in erster Linie das Öffnen des Maules ein (K y l e 1925). Wenn der Fisch ruhig, wenn seine Atmungsintensität gering ist, rufen die ventrale und dorsale kinetische Kette nur eine relativ schwache Dilatation der Suspensorien hervor; denn der Unterkiefer wird hierfür nur minimal abgesenkt. Der Zug beider Funktionsketten kann jedoch erheblich verstärkt werden, indem schließlich zusätzliche Muskeln auf die beiden kinetischen Ketten einwirken. Dieser verstärkte, bis zur maximalen Öffnung des Maules führende Zug auf die Mandibel findet immer dann statt, wenn besonders große Nahrung aufgenommen wird, wenn der Fisch gähnt oder seine Nahrung seitlich einsaugt. Bei der Aufnahme besonders großer Nahrung wird der Zug der dorsalen kinetischen Kette von der dorsalen Portion des M. dilatator operculi verstärkt, der Zug der ventralen von der hinter dem M. sterno-hyoideus gelegenen ventralen Rumpfmuskulatur. Die Hyalia sind dann so weit retrahiert, daß die derbe Mundbodenhaut, straff ausgespannt, den Zug direkt auf die Spitze der Mandibel überträgt. Außer diesen beiden Funktionsketten hilft neben der am oberen Hinterkopf angreifenden epaxonischen Stammesmuskulatur der bei *Anarrhichas* mächtig entwickelte M. trapezius beim Öffnen des Maules. Er zieht vom Schultergürtel her das Schädeldach caudad und ventrad, folglich die rostrale Spitze des Oberkiefers dorsad. Es wird also nicht nur der Unterkiefer gesenkt, sondern gleichzeitig der Oberkiefer angehoben. H o l m q u i s t (1910) fand ebenfalls, daß ein *Cottus*, dem alle Muskeln und Ligamenta abgeschnitten worden waren, die zum Öffnen des Maules durch das Absenken der Mandibel führten, durch das Heben des Kopfes die Öffnung des Maules zu bewerkstelligen versuchte. T s c h e r n a v i n (1948) behauptet, daß dieses Anheben des Neurocraniums für das Öffnen des Maules bei allen Teleostiern von Bedeutung sei. Bei *Anarrhichas* ist wegen des erheblichen Gewichtes des massiven Neurocraniums und besonders seiner Praeorbitalregion der Mechanismus für die Vertikalbewegung des Hirnschädels mit dem M. trapezius und einem seitlich vorgreifenden Zuge der hypaxonischen Muskulatur besonders modifiziert (Abb.: 17, M. hyp.). Bei den normalen Atembewegungen unterbleibt das Anheben des Oberkiefers und also auch des Neurocraniums.

Die Winkelhalbierende des weit geöffneten Maules weist bei der Nahrungsaufnahme im idealen Falle genau in Richtung der Beute (G ü n t h e r 1953). Anscheinend ist bei *Anarrhichas* dieses

„Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung“ noch nicht in vollkommener Weise gelöst worden. Darauf deuten Aquarienbeobachtungen hin (Tafel 1, Bild 1), die zeigen, daß *Anarrhichas* einzelne, frei liegende Muscheln lieber durch Ansaugen von der Seite her aufnimmt als mit weit geöffnetem Maul von vorn. Der Fisch neigt den Kopf zur Seite und saugt die Muscheln in die zu ihr geneigte Mundspalte ein. Das Ansaugen der Muscheln von der Seite her scheint mir, ebenso wie die Variabilität der Strukturen und Proportionen der neurocranialen Knochenelemente, ein Hinweis zu sein auf die offenbar noch recht rezente Adaptation des *Anarrhichas lupus* an seinen besonderen, durophagen Nahrungserwerb. Auf die Vermutung, daß die Anarrhichidae erst in jüngerer Zeit den trophobiologischen Lebensformtypus der Durophagen erworben haben, deuten auch die Angaben über die Nahrung des *Anarrhichas latifrons* hin. Die von mir untersuchten Exemplare des *Anarrhichas latifrons* hatten nie irgendwelche Bruchstücke von Schalen oder Panzern im Magen, stets nur einen undefinierbaren gelblichen Nahrungsbrei. *Anarrhichas latifrons* gleicht jedoch, bis auf die Strukturen, die unmittelbar mit dem Knacken der Muscheln in Verbindung stehen, vollständig dem *Anarrhichas lupus*. Ihm fehlen — als Ctenophorenfresser (nach Gerlach 1950) — nur die Massivität und Größe der Elemente des viscerocranialen und neurocranialen Anteils des Quetschmechanismus, die *Anarrhichas lupus* auszeichnen.

Dem jähen und sehr heftigen Ansaugen der Muscheln gehen verschiedene Prozesse der ventralen Funktionsketten voraus, die alle im Endeffekt die Mundhöhle erweitern und weiter vorn bereits beschrieben wurden.

Ganz gewiß ist das Einschwemmen der Nahrungsbrocken ein allgemein bei allen Teleostiern verbreitetes Prinzip. Trotzdem ist es höchst erstaunlich, daß der für die Teleostier absolut ungewöhnlich spezialisierte *Anarrhichas lupus* als Muschelknacker diese Technik des Einschwemmens von Nahrungsbrocken mit dem Atemwasserstrom, soweit sie funktionell-anatomisch realisiert werden kann (der gesamte Maxillarmechanismus und eine funktionelle Wange fehlen), für seinen Nahrungserwerb noch benutzt, ja in gewissem Grade sogar verstärkt hat durch die besondere Entwicklung eines *M. levator hyomandibularis*.

In funktionellem Zusammenhang mit der Mandibel stehen auch das Maxillare und das Praemaxillare. Das caudale, seitlich komprimierte Ende der Maxillarspange ist mittels einer sehnigen

Masse, die dem Lig. mandibulo-maxillare anterius (van Dobben 1937 und Kirchhoff 1958; Lig. mandibulo-maxillare mediale nach Petersen 1914) entspricht, mit dem Processus coronoides der Mandibel verbunden. Da der Processus coronoideus beim Absenken der Mandibel sich rostrad und ventrad bewegt, folgt das caudale Maxillarende dieser Bewegung. Dabei dreht es sich um eine gedachte, transversale Achse, die seine beiden rostralen Gelenkköpfe am Praemaxillare und am Vomer bilden (Abb. 4 B: Gk Vo-M., Gk Pmx-Mx). Die beiden Gelenkköpfe liegen nebeneinander auf dieser gedachten Transversalachse, einer außen und der andere innen am Maxillare. Die löffelartige Erweiterung (Abb. 4 B: lE) des rostro-medialen Maxillarendes liegt mit ihrer Außenfläche unmittelbar unter der caudalen Seite des Processus ascendens praemaxillaris. Diese löffelartige Erweiterung des rostralen Maxillarendes ist durch zwei straffe und nur geringen Spielraum gewährende Bänder an dem Praemaxillare befestigt (Abb. 4 B: II, III). Das Praemaxillare seinerseits ist durch ein außen auf ihm schräg dorsad ziehendes und schließlich gegabeltes Band straff an der Innenseite des Nasale und an der rostralen Spitze des Lacrimale befestigt (Abb. 4 A: I). Die drei Bänder — auf beiden Seiten des Praeorbitalbereiches ausgebildet — verhindern eine nennenswerte Beweglichkeit der Praemaxillaria in ihrer Lage vor der Ethmoidalregion des Neurocraniums. In der Regel führt bei den ethmohyostylen, maxillarkinetischen modernen Teleostiern das Absenken des caudalen Maxillarendes zugleich zum Anheben und Einwärtsdrehen des rostralen Maxillarendes, das mit dieser Bewegung die oft drastische Vorstülpung und Voranführung der Praemaxillaria veranlaßt, da es nämlich meist Gabeln, Zapfen oder ähnliche, wie Hebel wirkende Einrichtungen besitzt. Diese stehen mit bestimmten Processus des Praemaxillare in Verbindung und bewirken den genannten Effekt. Auch bei *Anarrhichas lupus* als hoch spezialisiertem und also ursprünglich doch wohl maxillarkinetischem Teleostier sind Praemaxillare und Maxillare gegeneinander beweglich. Der Maxillarmechanismus ist bei ihm jedoch reduziert durch den Verlust der sonst als Hebel für das Ausstülpen der Praemaxillaria wirkenden Processus articulares und maxillares und durch die Besonderheit der drei oben genannten Bänder, so daß die Praemaxillaria nahezu starr erscheinen. Die drei Bänder gestatten nur noch eine minimale Rostraddrehung der Praemaxillaria, so daß deren große Greifzähne nur wenig rostrad vorfassen können. Diese geringe Rostrad-

drehung bewirkt die löffelartige Erweiterung des rostralen Maxillarendes, die aus ihrer schräg rostro-ventralen Ruhelage beim Absenken des caudalen Maxillarendes dorsad gedreht wird. Infolgedessen drückt sie den ihr aufliegenden Teil des Praemaxillare ein wenig rostrad, soweit jene drei Bänder das gestatten. Das rostrale Maxillarende dreht sich dabei um seine beiden Gelenke am Vomer und Praemaxillare. Dorsal hebt sich dessen Processus ascendens mit seiner caudalen Fläche etwas vom Mesethmoid ab. Das Praemaxillar-Maxillargelenk wird gleichzeitig ein wenig dorsad gedrückt. Diese Vorgänge finden freilich nur bei der Aufnahme großer Nahrung statt und beim „Gähnen“. Bei den normalen Atembewegungen sind sie nicht zu beobachten.

Das Schließen des Maules erfolgt bei verschiedenen Phasen der Nahrungsaufnahme, deren letzte das Zerquetschen der Muscheln ist. Diese Phasen sind das Abreißen der Muscheln aus einem von Bysusfäden verkitteten Verband und das Zurechtlegen derselben im Unterkiefer in eine für das Quetschen günstige Position. Die erste Phase der Nahrungsaufnahme ist also stets entweder das Abreißen oder das beim Öffnen des Maules beschriebene Einsaugen, die zweite das Zurechtlegen und die dritte das Zerquetschen der Nahrung. Bei jedem Schließen des Maules wird gleichzeitig Wasser verschluckt — Holmquist (1910) spricht von einer Deglutination — und durch die Kiemenblättchen wieder nach außen getrieben. Dieser allgemein gültige Atmungsmechanismus der Teleostier wurde von Woskoboinikoff (1932) analysiert und soll daher bei der Nahrungsaufnahme von *Anarrhichas lupus* nicht erneut besprochen werden. Es sei nur betont, daß jedes Schließen des Maules mit einer Expiration identisch ist.

Beim Abreißen der Muscheln erfaßt *Anarrhichas lupus* bei weit geöffnetem Maul mit Hilfe der großen Greifzähne der Praemaxillaria und der Dentalia einige Muscheln. Danach werden der Ober- und der Unterkiefer fest aufeinander gepreßt, so daß sie sich nicht öffnen bei den peitschenden Bewegungen, mit denen der Fisch die Muscheln aus dem Verband heraus reißt. Hierbei treten erhebliche Zug- und Druckkräfte auf.

Diese Vorgänge beginnen mit der Kontraktion des M. adductor mandibulae. Über das Lig. mandibulo-maxillare anterius führt der Processus coronoideus der Mandibel das caudale Maxillarende dorsad, da die Mandibel gehoben wird. Dabei kehrt das beim Absenken

der Mandibel infolge der Dilatation des Quadrato-Mandibulargelenkes seitlich abgespreizte caudale Maxillarende in seine ursprüngliche Lage zurück. Gleichzeitig wird die beim Öffnen des Maules erfolgte Schrägstellung des rostralen Maxillarendes, verbunden mit einer geringen Drehung dorsad, aufgehoben. Das Zurückführen dieses Maxillarteiles unterstützen die rostralen Fasern der Portion A_1 des M. adductor mandibulae, da ihr Zug über die Sehne $A_1 t$ (van Dobbén 1937) an der Innenseite, unter dem lateralen Gelenkkopf des rostralen Maxillarendes angreift. Die Sehne $A_1 t$ zieht den von ihr inserierten Teil direkt mediad, wobei die Maxillarspange sich ein klein wenig um ihre Längsachse dreht. Synchron mit der Rückführung vom Maxillare senkt die hypaxonische Muskulatur das beim Öffnen des Maules dorsad gezogene Neurocranium. Indirekt beteiligen sich auch der M. adductor arcus palatini und der M. adductor hyomandibularis, da ja gleichzeitig die Atembewegungen ablaufen. Wie weiter unten gezeigt werden soll, sind hierbei die M. adductores weniger stark kontrahiert als beim Zerquetschen der Nahrung. Indirekt — ebenfalls wegen der Atmung — hebt der M. protractor hyoidei die Spitze der Hyalgabel und des Zungenbeins, die Zunge, dorsad. Alle beschriebenen Mechanismen erstarren in einer bestimmten Stellung, da die erfaßten Muscheln zwischen dem „neuen“ Oberkiefer, den Praemaxillaria, und dem Unterkiefer liegen, so daß die Mundspalte selten geschlossen werden kann. In dem Maße, in dem der Druck des kontrahierten M. adductor mandibulae zunimmt, werden die hierbei frei beweglichen Teile des Oberkiefers, die Praemaxillaria, dorsad geschoben durch die Muscheln, die zwischen ihnen und den Druck ausübenden Spitzen der Dentalia liegen, und caudad gezogen durch das dorsale Band I, da dieses den Zug des beim Zubeißen dorsad und laterad geschobenen Lacrimale überträgt. Die Processus ascendentes der Praemaxillaria gleiten dorsad längs der transversal-senkrechten rostralen Druck-Gleitfläche des Mesethmoid. Das Dorsadgleiten der Praemaxillaria wird von Bändern und am Maxillare begrenzt. Weil die Bänder hierbei ganz beträchtlichen Zugbeanspruchungen ausgesetzt sind, ist deren bei *Anarrhichas lupus* häufig beobachtete Verstärkung verständlich. Beansprucht werden die beiden ventralen Bänder zwischen dem Praemaxillare und der löffelartigen Erweiterung des rostralen Maxillarendes. Als Sperre für die Gleitbewegung der Praemaxillaria dorsad, wirkt außerdem die derbe Außenhaut, die das Praemaxillare und das Mesethmoid überzieht. Die gleiche Aufgabe

erfüllt ventral die Gaumenhaut zwischen dem Praemaxillare und dem Vomer. Dorsal wird die Haut vom Mesethmoid weg, ventral vom Vomer weg durch die Praemaxillaria dorsad gezogen. Auch laterad scheint ein Sperrmoment aufzutreten, und zwar besonders gegen die beim Abreißen der Muscheln auf die Praemaxillaria entstehende Zugwirkung (vgl. S. 351). Beim Zubeißen ist nämlich stets der seitliche Knorpelstrang zwischen dem caudalen Praemaxillar- und dem caudalen Maxillarende straff gespannt. Die Spannung kommt durch die Adduktion des Maxillarrandes und das Dorsadschieben des Praemaxillare zustande. Allerdings dürfte dadurch nur ein relativ geringer Sperreffekt für die Seiten der Praemaxillaria erreicht werden. Eine wesentlich bessere Sperrwirkung erzielen die Nasalia. Sie sind einerseits mittels des Lig. I am Praemaxillare und der rostralen Spitze des Lacrimale angebändert und andererseits dorsal am Mesethmoid bindegewebig befestigt. Sie liegen dorsal und lateral den Processus ascendentes der Praemaxillaria auf. Werden die Praemaxillaria dorsad geschoben, so spreizen sie die Nasalia laterad ab. Dabei müssen sie den Widerstand des gespannten Lig. I und der bindegewebigen Befestigung der Nasalia am Mesethmoid überwinden, welche von den genannten Festigungselementen in ihrer ursprünglichen Lage gehalten werden. Auf diese Weise wird das Dorsadgleiten der Praemaxillaria beim Zubeißen behindert. Auch der Circumorbitalring wirkt hierbei indirekt mit, und zwar über das Maxillare (vgl. S. 360).

Sind die Muscheln oder das Muschelpaket von 2—3 Stück im Unterkiefer in eine günstige Position gebracht (vgl. S. 284) — quer zur Körperachse des Fisches oder so, daß die Breitseiten der Schalen dorsad und ventrad weisen — setzt das Quetschen ein. Mit Hilfe der extrem kontrahierten gewaltigen Portionen A_1 , A_2 und A_3 , die sekundär bis weit in die Mandibel erstreckt sind, erzeugt der M. adductor mandibulae einen beträchtlichen Druck, mit dem die Mandibel gegen den „Kiefergaumen“ (vgl. S. 359 und Abb. 18 A) des breiten Vomer und der seitlich mit mächtigen und sehr festen Bindegewebsmassen an ihm befestigten Palatina (des „alten“ Oberkiefers) gepreßt wird. Der bei *Anarrhichas lupus* so sonderbar und großflächig ausgebildete intramandibuläre Teil A_ω des M. adductor mandibulae — ich fasse ihn als einen besonders adaptierten Quetschmuskel auf — verstärkt und modifiziert die Wirkung des übrigen M. adductor mandibulae und zwar einerseits dadurch, daß er gewissermaßen als innerer Adduktor wirkt, und andererseits dadurch,

daß er die dorsalen Kanten der Mandibeläste neben dieser Adduktion auch ein wenig mediad zieht. So bringt er die Pflasterzähne des Dentale in besseren Kontakt mit denen des Vomer und hilft bei der Kompensation des nach außen gerichteten Druckes, der beim Quetschen an den Unterkieferästen entsteht. Diesen Druck verursachen Scherkräfte, die infolge des Luxurierens der Kiefergelenke auftreten. Deren Luxurieren wiederum ist nötig für die Splanchno- kinetik und den dabei ablaufenden Kontaktwechsel, einem Posi- tionswechsels, der miteinander in Berührung stehenden Gelenk-



Abb. 18 A. *Anarrhichas lupus*;
schematischer Querschnitt durch
den Oberkiefer-Gaumen.

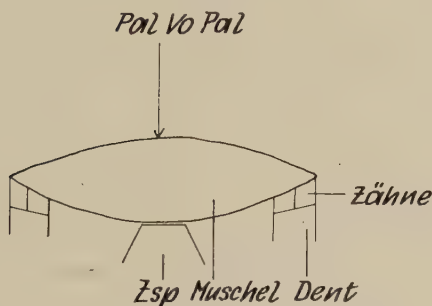


Abb. 18 B. *Anarrhichas lupus*; Lage der
Muschel beim Quetschen; auf beiden
Unterkieferästen aufliegend.

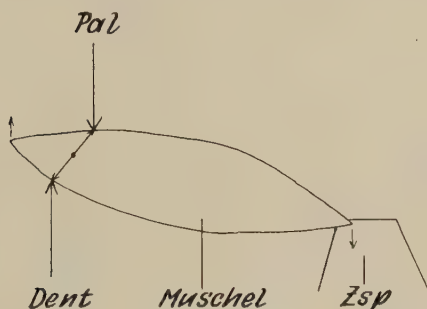


Abb. 18 C. *Anarrhichas lupus*; Lage der
Muschel beim Quetschen; auf einem
Unterkieferast aufliegend.

flächen von Quadratum und Mandibel (vgl. Petersen 1914 und Kirchhoff 1958). Den gleichen, nach außen gerichteten Scherkräften des Suspensoriums, besonders an den Palatina, arbeiten die mächtigen Bändermassen zwischen dem rostralen Teil der Palatina und dem Vomer, die derbe Gaumenhaut und der beim Quetschen bis zum äußersten kontrahierten *M. adductores arcus palatini* und der *M. adductor hyomandibularis* entgegen. Die Kontraktion des *M. adductor arcus palatini* ist von besonderem Interesse, weil dieser die für die ethmohyostylen, splanchnokinetischen Teleostier unumgängliche Infraorbitalspalte als zwar nicht knöcherner, aber hier eminent funktionstüchtiger muskulöser Gaumen überbrückt. Je heftiger sich der *M. adductor arcus palatini* kontrahiert, desto härter wird das „weiche“ laterale Gaumendach, der Teil zwischen dem knöchernen axialen Gaumen des Neurocraniums und dem Suspensorium. Gegen mechanische Beschädigungen, eventuell verursacht von den scharfen Kanten der beim Quetschen zerbrechenden Muschelschalen und Krebspanzer, schützt die sehr derbe und widerstandsfähige Gaumenhaut. Sie wirkt außerdem in voller Länge, von ihrem caudalen Ende an bis zu ihrer rostralen Spitze, den oben erwähnten seitlichen Scherkräften der Palatin-Pterygoid-Quadratspange wie ein riesiges Band entgegen.

Die Palatina beteiligen sich an der Bildung des Gaumens und folglich auch am Zerquetschen der Muscheln. Die fest angebänderten, nur durch die Bindegewebsmassen der derben Gaumenhaut und die rostrale Spitze des *M. adductor arcus palatini* vom axialen Gaumen getrennten Palatina, liegen dem Vomer so dicht an, daß sie in gleicher Weise dem vom Unterkiefer ausgeübten Druck ausgesetzt sind wie der Vomer selbst. Der Vomer und die Palatina bilden also eine funktionell einheitliche Fläche (Abb. 18 A). Das Palatinum wird gegen den lateralen Höcker des Exethmoid dorsad gedrückt und hat an ihm ein festes Widerlager (Abb. 3 A). Die laterale Zahnreihe des Palatins ist bei adulten Exemplaren nach dem Zahnwechsel zunächst noch spitz und nimmt erst im Laufe der Beanspruchung die abgeplattete Form der Pflasterzähne an, wird beinahe so platt wie die mediale Zahnreihe und die Zähne des Vomer. Die mediale Zahnreihe des Palatins ist von vornherein stärker abgeplattet als die laterale. Bei jungen Exemplaren oder kurz nach dem Zahnwechsel sind diese Unterschiede am geringsten ausgeprägt. Die bereits vorgebildeten Zähne in den Höhlen am Rande zweier benachbarter Zahnsockel sind alle spitz. Diese interessante Erschei-

nung soll weiter unten diskutiert werden (vgl. S. 429). Die verschiedenartige Beanspruchung der Palatinzähne bei adulten Exemplaren — deutlich sichtbar am verschiedenen Abnutzungsgrad — deutet darauf hin, daß der Hauptdruck beim Quetschen auf die mediale Längsachse des „Oberkiefer-Gaumens“ ausgeübt wird, denn sonst müßten alle Zähne der Palatina eine gleichmäßige Abnutzung zeigen. Und tatsächlich beißt *Anarrhichas lupus* mehrere Male zu beim Quetschen, so, wie ein Hund auf seinen Knochen beißt, ehe er ihn in eine Lage optimaler Druckentfaltung gebracht hat. Nur wenn die Muschel beim ersten Einsaugen in der Mitte des Vomer und der Palatina, quer zur Körperlängsachse zu liegen kommt und auf den Zähnen beider Unterkieferäste (Abb. 18 B), vermag *Anarrhichas lupus* sofort mit hörbarem Krachen sie zu zerbrechen. Die Lage der Muschel ist gut zu beobachten, weil die Mundspalte selten vor Beginn des Quetschens vollständig geschlossen ist. Der Quetschmechanismus tritt jedoch auch dann in Funktion, wenn die Muschel nahe dem Kiefergelenk und zwar schräg im Maul liegen (Tafel 2, Bild 3). Dann ragt das eine Ende der Muschel aus dem Maul schwach dorsad heraus und das im Maul liegende Stück weist schwach ventrad (Abb. 18 C). Dabei liegt die Muschel nur auf einem Mandibelast auf. Preßt nun die Mandibel die Muschel gegen ein Palatin und den Vomer, so entsteht neben dem Quetschdruck eine Kraft, die das im Maul liegende Ende der Muschel in den Mundboden hinein drückt. Für das Zerquetschen der Muscheln ist diese Lage wesentlich ungünstiger, weil der sonst senkrecht auf die Muschel einwirkende Druck zum Teil schräg nach innen und zum Teil schräg nach außen abgeleitet wird. Die Muschel kippt dabei um ihre kurze Achse zwischen dem Dentale und dem Vomer-Palatin. Dem ventrad, in den Boden der Mundhöhle hinein gerichteten Druck des im Maul liegenden Muschelendes wirkt die adduzierte Zunge entgegen (Abb. 18 C: Zsp). Je heftiger sie der M. protractor hyoidei dorsad zieht, desto besser wird der Nachteil dieser für das Quetschen ungünstigen Position der Muschel, die der Zunge aufliegt mit ihrem im Maul befindlichen Ende, ausgeglichen. Dem außerhalb des Maules liegenden Teil der Muschel widersetzt sich die Maxillarspange und der Knorpelstrang, der zwischen den caudalen Enden des Praemaxillare und des Maxillare ausgespannt ist. Dorsad gedrückt werden diese beiden Elemente von dem aus dem Maul herausragenden Teil der Muschel, dorsad gezogen werden sie, besonders die Maxillarspange von der Portion $A_1\alpha$ des

M. adductor mandibulae. Der Bindegewebestrang zwischen dem caudalen Praemaxillar- und Maxillarende hält natürlich nicht unmittelbar dem Druck der gegen das Palatin und den Vomer gepreßten Muschel stand, sondern dient in erster Linie als Druckpolster. Er wird von der Muschel gegen die knöcherne Maxillarspange gedrückt. Das Maxillare gleitet mit seinem dorsad gekrümmten Teil dabei unter das Lacrimale. Ein ausgedehntes Knorpelpolster zwischen dem Lacrimale und diesem Anteil des Maxillare verhindert, daß beide Knochen unmittelbar aneinander reiben und dadurch beschädigt werden.

Die Kinetik der Praemaxillaria beim Quetschen ist die gleiche wie die beim Zubeißen und wurde bereits weiter oben (vgl. S. 351) beschrieben.

Zusätzliche die Quetschleistung steigernde Momente sind durch die Lage des M. adductor mandibulae zu den Kiefer- und Gaumenelementen gegeben und deren leichte Rostrad-Divergenz von der Körperlängsachse. Fällt man vom lateralen Processus des Frontale aus das Lot auf die Körperlängsachse des Fisches, so liegt das Quadrato-Mandibulargelenk bei *Anarrhichas lupus* eindeutig hinter der Lotrechten und zwar infolge der nahezu senkrechten Stellung des Kieferstieles, die recht auffällig ist unter den Teleostiern. Deren Kieferstiel weist meist rostrad. Der funktionelle Vorteil der nahezu senkrechten Stellung des Kieferstieles und des relativ weit caudad gelegenen Quadrato-Mandibulargelenkes von *Anarrhichas lupus* besteht darin, daß die Ursprungsfläche der Portion A₂ des M. adductor mandibulae gegenüber einer Stellung des Quadrato-Mandibulargelenkes etwa genau in jener gedachten Lotrechten vergrößert ist. Die Leistungsfähigkeit dieser Portion ist also bei *Anarrhichas lupus* im Vergleich zu den anderen Anarrhichadidae mit weniger weit hinter oder gar vor der genannten Lotrechten gelegenen Quadrato-Mandibulargelenk größer (Abb. 19 B). Die leichte Rostrad-Divergenz der adduzierten Mandibel und der Oberkiefer-Gaumen-Elemente von der Horizontalen verkürzt die Kontraktionsstrecke des M. adductor mandibulae und ist besonders vorteilhaft für die Ableitung des Druckes aus dem „Oberkiefer-Gaumen“. Je kürzer — bei gleicher Menge an Muskelsubstanz — der Weg der kontrahierten Muskulatur bei Adduktion der Mandibel, desto größer ist der ausgeübte Druck. Die kürzeste Strecke ist dann gegeben, wenn der Muskel im rechten Winkel zu der adduzierten Mandibel steht. Bei *Anarrhichas* ist diese Stellung des Muskels erreicht. Legt man eine Längs-

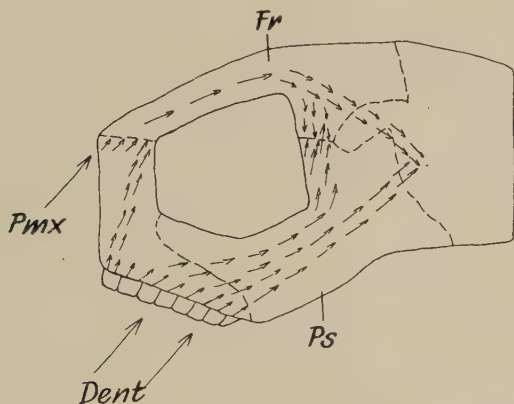


Abb. 19 A. *Anarrhichas lupus*; schematischer Längsschnitt durch das Neurocranium; die Pfeile geben die Einwirkung und Ableitung des Druckes an, der auf das Neurocranium einwirkt.

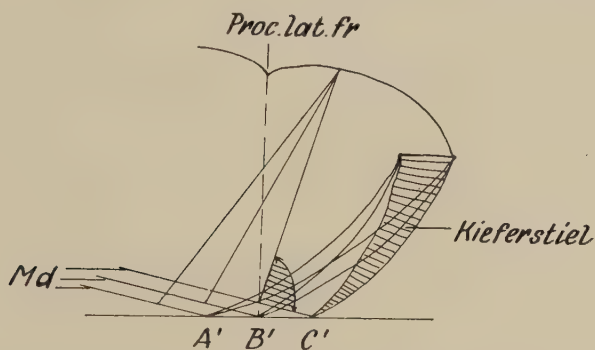


Abb. 19 B. Schematische Darstellung der Lage von dem M. adductor mandibulae (seiner Längsachse) zu der adduzierten Mandibel. A', *Anarrhichas latifrons* und *Blennius sanguinolentus*. B' *Anarrhichas minor* und *Blennius gattorugine*. C' *Anarrhichas lupus* und *Blennius ocellatus*.

achse durch den gesamten M. adductor mandibulae, die der Haupt- richtung aller Portionen dieses Muskels entspricht, so steht sie senk- recht auf der adduzierten Mandibel. Die Kraftentfaltung ist auf diese Weise wesentlich günstiger als wenn der Muskel von dieser Stellung abweicht und unter spitzem oder stumpfem Winkel an der Mandibel angreift. Die Lage aller am Quetschen beteiligten Ele- mente der Muskeln und Knochen ist nur bei *Anarrhichas lupus* so günstig. *Anarrhichas minor* und *Anarrhichas latifrons* weichen in

vielen Details von dieser Stellung ab (vgl. S. 360 f.). Dementsprechend ist auch die Quetschleistung bei *Anarrhichas lupus* am größten.

Vor einer Untersuchung der Druckableitung aus dem Dach der Mundhöhle sei erneut auf die strukturelle Problematik für den Bau der syncranialen Mechanismen zum durophagen Nahrungserwerb des *Anarrhichas lupus* hingewiesen. Die Problematik besteht in der Frage nach einer Möglichkeit der sekundären Wiederherstellung eines beißtüchtigen Oberkiefers oder eines drucktüchtigen Gaumens. Wie weiter unten gezeigt werden soll (vgl. S. 429) ist die Frage nach der Wiederherstellung der Beißtüchtigkeit des „neuen“ Oberkiefers für *Anarrhichas lupus* in Wirklichkeit gar nicht so sehr relevant. Es steht demnach nur noch die Frage nach dem drucktüchtigen Gaumen an. Mit der für die Evolution der Osteichthyes zu den Teleostiern hin so bezeichnenden Auflösung der dermalknöchernen Kopfkapsel ging die Festigkeit der Maxillarelemente, des „neuen“ Oberkiefers, verloren. Da die Anarrhichadidae zu den durch die Maxillarkinetik ausgezeichneten Teleostiern gehören, sind also auch ihre Maxillarelemente, trotz der bereits beschriebenen sekundären Einschränkung der Maxillarkinetik, recht beweglich im Vergleich zu denen der Paläonisciden. Ihr festes Widerlager am Neurocranium ging verloren, und verloren ging mit der neuen, gesteigerten Splanchnokinetik der Teleostier die Möglichkeit, etwa aus den Pterygoiden einen knöchernen Gaumen als festes Widerlager für den Druck, den die Mandibel ausübt, zu konstruieren. Aber gerade das ist es, dies feste knöcherne Widerlager, welches für den syncranialen Quetschmechanismus des *Anarrhichas lupus* so dringend nötig ist. Als Konstruktionselement für ein drucktüchtiges Mundhöhlendach scheiden die Maxillarelemente also von vornherein aus. Weitaus drucktüchtiger sind die Elemente des axialen Gaumens, die ja schon starr in das Neurocranium eingebaut sind. Sie kommen in erster Linie für die sekundäre Wiederherstellung eines druckresistenten Mundhöhlendaches in Frage. Bei *Anarrhichas lupus* wurden nun interessanterweise nicht nur ein Element des axialen Gaumens in den sekundär funktionellen Gaumen einbezogen, sondern auch der „alte“ Oberkiefer, die Palatina. Das Problem der Bildung eines druckunempfindlichen Gaumens ist damit offenbar vollkommen gelöst worden, wie die Leistungsfähigkeit des Quetschmechanismus von *Anarrhichas lupus* beweist. Die Beißfestigkeit des „neuen“ Oberkiefers konnte dagegen nur in bescheidenem Umfange wiederhergestellt werden. *Anarrhichas* kann zwar mit den Praemaxillaria zubeißen; deren Processus ascendentes und die Maxillaria fangen den Beißdruck ab und leiten ihn an das Mesethmoid bzw. den Circumorbitalring weiter, aber dieser Druck kann mit dem auf den Kiefergaumen ausgeübten Druck nicht verglichen werden. Die bei jedem Zubeißen an dem Mesethmoid dorsad gleitenden Praemaxillaria sind noch zu beweglich — nur Bänder halten sie fest (vgl. S. 351) und die Articulatio praemaxillomaxillaris — als daß sie dem gleichen Druck standhalten könnten wie der Vomer und die Palatina. Es fehlt ihnen ein echtes Widerlager, welches ihr Dorsadgleiten verhindert und den Druck abfängt, so, wie etwa der laterale Höcker des Exethmoid dem Palatin ein absolut festes Widerlager bietet. *Anarrhichas lupus* zerbeißt seine hartschalige Nahrung auch nie in der im Vergleich zur Gaumenregion noch recht druckempfindlichen, beweglichen Oberkieferregion. Das Zubeißen ist also auf den eigentlichen, den „neuen“ Oberkiefer und das Quetschen (wenn es vom Oberkiefer ausgeführt würde, müßte es Zerbeißen genannt werden) auf den weit caudad verlängerten „Kiefer-Gaumen“ von Vomer und Palatina verlagert worden. Auf die verschiedenen Bezirke dieses Oberkiefer-Gaumens übt die Mandibel einen verschiedenen starken Druck aus. Das Zentrum der Druckbeanspruchung ist der Vomer. Laterad stark beansprucht sind auch die Pala-

tina. Der Druck nimmt rostrad ab, an den Praemaxillaria, und caudad, wo laterad auch die Maxillarspangen bei ungünstiger Lage der Muscheln (vgl. S. 355) einen Teil des Druckes aushalten müssen. Auch weiter vorn, unter dem Lacrimale, werden die Maxillaria auf Druck beansprucht. Es ist also ein in der Mediane gelegenes Zentrum der Druckbeanspruchung des „Oberkiefer-Gaumens“ vorhanden, von dem aus der Druck laterad, rostrad und caudad abnimmt. Die Ableitung des Druckes soll in der gleichen Reihenfolge besprochen werden.

Der auf den Vomer ausgeübte Druck wird auf zwei Wegen abgeleitet, einmal über die praeorbitale Säulenkonstruktion des Neurocraniums (Abb.: 19 A) und zum anderen über das Parasphenoid. Das Parasphenoid steigt mit seinem ventro-rostrad orientierten, rostralen Ast schräg über die Horizontale an, genau wie der Vomer. Der Vorteil für den Kontraktionsweg der Quetschmuskulatur bei dieser Anordnung des „Oberkiefer-Gaumens“ wurde weiter oben (vgl. S. 357) bereits geschildert. Aber auch für die Druckableitung ergeben sich Vorteile. Die Schrägstellung des Oberkiefergaumens bewirkt, daß der Vomer mit zunehmendem Druck gewissermaßen in den laterad aufgetriebenen, rostralen Ast des Parasphenoids hineingetrieben wird, und daß der Druck nicht nur in die Postorbital-, sondern auch in die Occipitalregion abgeleitet wird. Dem Verlauf des schräg dorsad und caudad gerichteten Druckes entspricht auch der Verlauf einer erhabenen Säule am caudalen Teil der beiden lateralen, dorsad divergierenden Lamellen des dorsalen Parasphenoidastes (Abb. I B). Sie leitet den Druck auf die lateralen Gebiete des Hinterhaupts. Im Verlauf der postembryonalen Entwicklung ossifiziert der ventro-rostrale Teil des Parasphenoids immer stärker, d. h. die Kompaktheit dieses Knochens nimmt in dem Maße zu, wie dessen spongiöses Knochenmaterial abnimmt. Der zweite Weg der Druckableitung des Vomer über die praeorbitale Säulenkonstruktion führt dazu, daß die seitlich an und unter dem Augendach, dem Frontale, gelegenen Exethmoidalia diesen Druck an das Frontale weiter geben. Rostral entsteht dadurch am Frontale eine Kraft, die dessen caudales Ende ventrad drückt. In gleicher Weise wie die praeorbitale Säulenkonstruktion des Neurocraniums einen Teil des vom Vomer ausgehenden Druckes aufnimmt und an das Frontale weiterleitet, nimmt diese Säulenkonstruktion auch den Druck der Palatina auf. Allerdings wirkt dieser Druck, durch die Lage der Palatina und des lateralen Höckers der Exethmoidalia bedingt, mehr auf die Seiten des Systems ein. Das Dorsadgleiten und der Hemmechanismus ihrer Bänder wurden bereits beim Abbeißen der Muscheln besprochen (vgl. S. 351).

Auch auf die Maxillaria wirken Druckkräfte an zwei verschiedenen Orten ein. Sie kommen auf verschiedene Weise zustande (vgl. S. 351 u. 352). Sie werden aber von einem einzigen System aufgenommen und dann sofort wieder in zwei Komponenten zerlegt und getrennt weitergeleitet. Dies Druckleitsystem ist der Circumorbitalring, der den gesamten Druck, der auf die Maxillaria ausgeübt werden kann, aufnimmt und ihn dann um das Auge herum nach vorn und nach hinten an das Frontale ableitet. Die Innenseite des Lacrimale bildet mit dem Exethmoid einen dorsad gewölbten Bogen (Abb. 3 A: Lac), in den das Maxillare hinein gleitet. So wird der Druck auf das Exethmoid verteilt und gleichfalls auf den gesamten Circumorbitalring, indem dieser sich etwas latero-dorsad verschiebt. Diese Seitwärtsbewegung gestattet einerseits das Eigelenk des Lacrimale und eine am Exethmoid ausgesparte Kerbe (Abb. 4 A: K. Exeth) und andererseits die bindegewebige, dorsale Befestigung des Circumorbitalringes am lateralen Processus des Frontale. Im Endeffekt wird sowohl der an die Exethmoidalia, als auch der an den Circumorbitalring abgegebene Druck an das Frontale abgeleitet, d. h. um das Auge herum, welches dadurch in einer druckfreien Zone liegt.

Der hier geschilderte Quetschmechanismus gilt weitgehend auch für *Anarrhichas minor*. Die Leistungsfähigkeit seiner syncranialen Mechanismen ist jedoch wesentlich geringer als die des *Anarrhichas lupus*. *Anarrhichas latifrons* zeigt zwar die gleichen Baueigentümlichkeiten wie seine beiden Verwandten, benutzt sie aber nicht zum Quetschen. Im Vergleich zu *Anarrhichas lupus* sind die für das Quetschen wichtigen Strukturen bei *Anarrhichas minor* schwächer ausgebildet und am schwächsten bei *Anarrhichas latifrons*. Es ist also bei allen drei Anarrhichadidae stets eine Abstufung der Leistungsfähigkeit der Strukturen von *Anarrhichas lupus* über *Anarrhichas minor* zu *Anarrhichas latifrons* zu beobachten. Einige Beispiele mögen das demonstrieren. Die Proportionen der Neurocranien nehmen von der gedrungenen, steil erhöhten Form des *Anarrhichas lupus* her zu *Anarrhichas latifrons* hin an Variabilität zu. *Anarrhichas minor* hat ein relativ langes und wenig erhöhtes Neurocranium. Das des *Anarrhichas latifrons* gar ist nicht mehr massiv, sondern ausgesprochen leicht und porös gebaut. Aber gerade die Massivität und steile Erhöhung sind es, die die Leistungsfähigkeit eines Quetschmechanismus der Kiefer kennzeichnen. Ebenso auffällig in dieser Reihe der drei Anarrhichadidae ist die Veränderung der Proportionen des Parasphenoids, des Vomer und der Knochenkämme des Schädeldaches. Die Knochenkämme werden immer breiter und niedriger und verlieren gleichzeitig ihren Kammcharakter, der die vergrößerte Ursprungsfläche des M. adductor mandibulae bei *Anarrhichas lupus* ermöglichte. Der Vomer ist bei *Anarrhichas minor* schon recht schmal im Vergleich zu *Anarrhichas lupus*, desgleichen hat die Länge des Parasphenoids zu- und seine Kielung abgenommen. Bei *Anarrhichas latifrons* sind sogar die Vomerzähne spitz. Er kann mit ihnen keinesfalls quetschen, sonst würden ja irgendwelche Abnutzungsmarken zu erkennen sein. Die gleiche Abnahme der Leistungsfähigkeit zeigen

die viscerocranialen Mechanismen. Einige Beispiele davon sind weiter unten (vgl. S. 429) besprochen. Hier soll nur festgestellt werden, daß *Anarrhichas lupus* über den leistungsfähigsten Quetschmechanismus innerhalb der Familie der Anarrhichadidae verfügt, daß *Anarrhichas minor* einen weitaus leistungsschwächeren Quetschmechanismus besitzt und, daß *Anarrhichas latifrons* überhaupt kein Vertreter der Durophagen ist. Es sei weiterhin betont, daß die Leistungsfähigkeit des Quetschmechanismus innerhalb der Art *Anarrhichas lupus* im Laufe der postembryonalen Entwicklung zunimmt, daß die größten Exemplare die gewaltigsten Quetschleistungen vollbringen.

V. Zur Frage nach den funktionell-anatomischen Voraussetzungen der Durophagie bei *Anarrhichas lupus*: Vergleichende Untersuchungen an *Blennius ocellatus* L., *Blennius gattorugine* Brunn und *Blennius sanguinolentus* Pall*.

In den vorangegangenen Erörterungen wurden Bau und Funktion des Katfischschädels analysiert. Wie in der Einleitung betont, soll auch die Frage nach den funktionell-anatomischen Voraussetzungen der Entwicklung der Durophagie bei *Anarrhichas lupus* untersucht werden. Hierfür erscheinen als besonders geeignet Vertreter der Gattung *Blennius* aus der Familie der Blenniiden, die früher mit den Anarrhichadidae zu einer einzigen Familie zusammengefaßt waren und heute noch mit den Anarrhichadidae zur Unterordnung der Blennioidei (Nikolski 1957) gehören. Die drei Arten *Blennius ocellatus*, *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* wurden aus verschiedenen Gründen aus der Menge der im Mittelmeer heimischen Vertreter dieser Familie ausgewählt. Die Stellung der Blenniiden im System berechtigt zu der Annahme, daß diese Fische eng mit den Anarrhichadidae verwandt sind. Außerdem zeigte sich bei der Beobachtung dieser drei Arten, daß sie hinsichtlich der Lebensweise, der Gestalt, der Bewegung, der Nahrungsaufnahme und der äußerlich sichtbaren Bezahnung der Kiefer in vielen Hinsichten den Anarrhichadidae ähneln. Es sei nur daran erinnert, daß die Blenniiden ebenso wie die Anarrhichadidae ihre bezahnten Praemaxillaria zum Beißen benutzen und nicht ausstülpfen. Gerade wegen dieser geringen Maxillarkinetik bei der Nahrungsaufnahme, wegen der geringen Differenzierung der Bezahnung und der für ethmohyostyle Teleostier ungewöhnlichen, funktionell nahezu starren, bezahnten Praemaxillaria sind die genannten drei Blenniiden für die Frage nach den funktionell-anatomischen Voraussetzungen der Durophagie bei *Anarrhichas lupus* von besonderem Interesse.

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Ihre Untersuchung drängte sich geradezu auf, denn sie mußten ja bei ihren strukturellen Eigentümlichkeiten funktionell entsprechende Besonderheiten besitzen, die vielleicht zu den Funktionsbesonderheiten von *Anarrhichas* überleiten. Bei ihnen scheint auf Grund einer besonderen adaptativen Radiation der Blennioidei eine Praeadaptation der funktionell-anatomischen Gegebenheiten für die Durophagie der Anarrhichadidae entwickelt worden zu sein. Unter diesem Aspekt sollen die folgenden Ausführungen verstanden werden, die keinesfalls den Anspruch der Vollständigkeit einer funktionell-anatomischen Analyse der drei Blenniiden erheben. Infolgedessen werden verschiedene Muskeln und Knochenelemente unberücksichtigt bleiben, die nicht im Zusammenhang mit der dargelegten Thematik stehen.

a) Osteologie

Das Neurocranium

Die bei *Anarrhichas lupus* vorhandenen Proportionen des Neurocraniums Länge : Breite : Höhe = 2 : 1,3 : 1 werden annähernd gleichartig bei allen drei untersuchten Blenniiden auch angetroffen. Bei *Blennius ocellatus* betragen die gleichen Masse 2,2 : 1,07 : 1, bei *Blennius gattorugine* 2,07 : 1,1 : 1 und bei *Blennius sanguinolentus* 2,1 : 1,12 : 1. Die Neurocranien aller drei Blenniiden sind demnach etwas länger und etwas schmaler als das Neurocranium von *Anarrhichas lupus*. Ihnen fehlt jedoch die für *Anarrhichas* typische Ausbildung von Vomer und Parasphenoid als druckfeste Gaumenelemente. Die Vomer und Parasphenoid der Blenniiden zeigen die den meisten ethmohyostylen Teleostiern eigene, langgestreckte und schmale Form. Trotzdem ist ihr Neurocranium im praeorbitalen Bereich gestaucht und verkürzt und daneben in der Vertikalen steil erhöht. Die Knochenelemente des Neurocraniums sind ziemlich massiv gebaut. Ihre innere Stabilität ist so groß, daß sie, voneinander gelöst im getrockneten Zustand ihre Form bewahren, obgleich viele von ihnen, von den anderen isoliert, winzig klein sind. Knorpelbezirke sind nur noch als das Interorbitalseptum vorhanden und median im Praeorbitalbereich vom Mesethmoid, Vomer und den Exethmoidalia umschlossen. Es lassen sich die Praeorbitalregion, die Basis der Orbita, die Postorbital- und die Occipitalregion unterscheiden. In dieser Reihenfolge sollen die Neurocranien der drei

Blenniiden besprochen werden. Allen drei Blenniiden fehlt die seitliche Kompression und scharfe Kielung der Postorbital- und Occipitalregion.

1. *Blennius ocellatus* (Abb. 20, 23 A, 24)

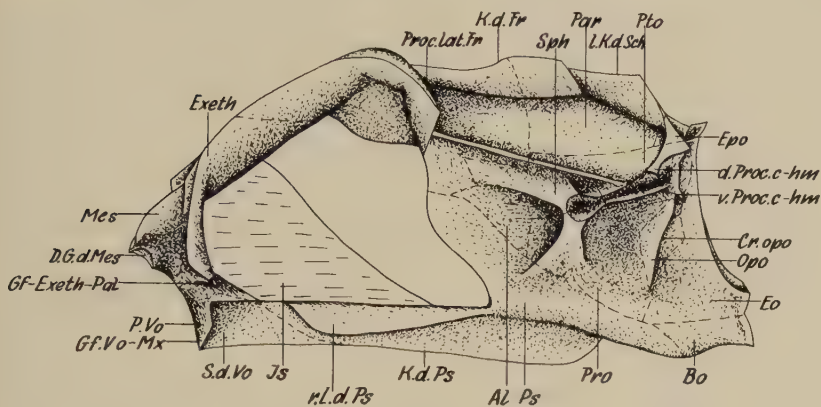
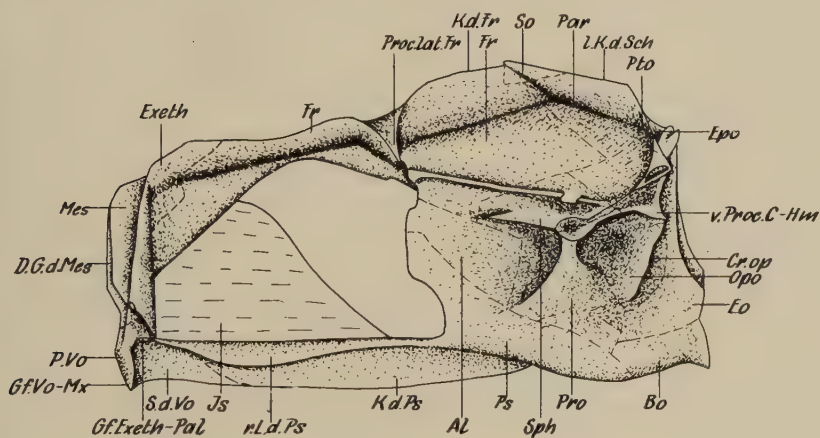
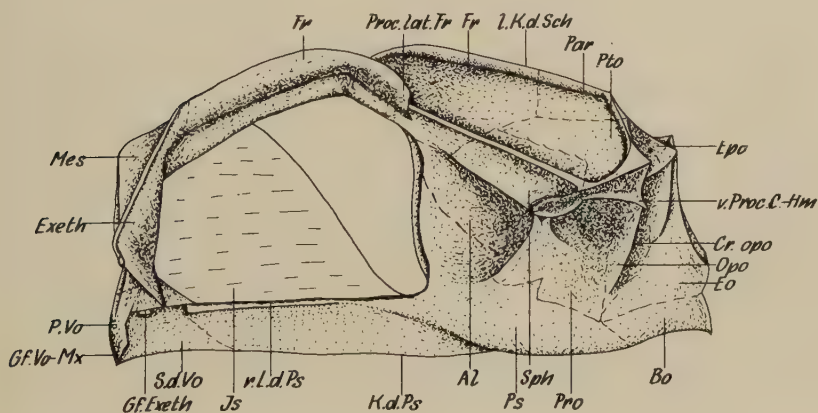
An der Bildung der praeorbitalen Region sind das Mesethmoid, die beiden Exethmoidalia, der Vomer und das Parasphenoid beteiligt. Hinzu kommt als weiteres Knochenelement auf jeder Seite je ein Nasale. Die Nasalia liegen seitlich dorsad am Mesethmoid und den Exethmoidalia, mit denen sie bindegewebig verwachsen sind. Sie greifen weit rostrad und ventrad vor auf die Processus ascendentes der Praemaxillaria, die von den Nasalia laterad genau zur Hälfte bedeckt werden. Die Spitzen der Nasalia fassen ein wenig mediad über die Seiten der Processus ascendentes praemaxillares hinweg. Zwischen den Nasalia befindet sich eine Druck-Gleitfläche auf dem langgestreckten, keilförmigen Mesethmoid. Sie ist die breiteste Stelle dieses Knochens, der sich caudad-dorsad spitz verjüngt und mit dieser Spitze in eine rostrale Gabel des unpaaren Frontale eingekeilt ist. Dorsal ist der langgestreckte Keil des Mesethmoid breit, ventral hat er einen scharfen Kiel. Die frontal gelegene Druck-Gleitfläche besteht aus zwei Ovalen, die eine mediane Erhabenheit trennt. Die beiden Ovale sind dorsad und caudad konkav gewölbt und dorsad durch einen starken Wulst überhöht. Die Druck-Gleitfläche des Mesethmoid (Abb. 20: D G d Mes) steht in einem Winkel von 45° auf der transversal-senkrechten Platte, dem rostralen Ende des Vomer, hängt also wie ein Felsenvorsprung weit über die senkrecht nach oben verlängerte Linie der Frontalplatte über. Der Vomer besteht aus einem Köpfchen und einem Stiel. Das Vomerköpfchen trägt rostral eine transversal gestellte Platte, die wie ein Schild konvex gewölbt ist. Lateral sind ihre Ränder schwach caudad gezogen, so daß die rechte und die linke Seite der Platte ein wenig von der Transversalen abgelenkt erscheinen. Auf dem unteren Teil dieser schrägen, völlig offenen Fläche artikuliert das Maxillare. Der Stiel des Vomer ist unter dem rostralen Ast des Parasphenoids festgewachsen, caudad ein wenig in das Parasphenoid eingekeilt. Die beiden Exethmoidalia sind weit laterad ausgezogen. Dieser laterale Teil steht wie ein Brett transversal-senkrecht auf der Horizontalen und verbreitert sich nahe der Medianen. Ein caudaler Anteil der Exethmoidalia schiebt sich weit caudad unter die rostrad divergierende Gabel des sekundär einheit-

lichen Frontale. Dort, wo caudaler und lateraler Teil der Exethmoidalia rechtwinklig aufeinander treffen, befindet sich dorsal eine kleine Leiste, an der die Nasalia bindegewebig festgewachsen sind. Der laterale Teil des Exethmoids besitzt ventral zwei Gelenke, ein laterales für das Lacrimale und ein mediales für das Palatin.

Insgesamt erscheint die Praeorbitalregion als konstruiert für hohe Druckresistenz, besonders in ihrem dorsalen Bereich und zwar gegenüber einem dorsad-caudad gerichteten Druck, der auf die Druckgleitfläche des Mesethmoid ausgeübt wird.

Die Basis der Orbita bilden der Vomer und das Parasphenoid. Das Stielchen des Vomer ist unter dem rostralen Ast des Parasphenoids festgewachsen und nur mit seinem caudalen Ende ein wenig eingekielt. Das Parasphenoid besitzt drei Äste, einen rostralen, einen dorsalen und einen caudalen. Der rostrale Ast ist sehr lang und schmal, dorsad verbreitert und ventrad nur wenige mm tief gekielt. Der Kiel erstreckt sich bis in die Occipitalregion und nimmt in dieser Richtung an dorso-ventraler Ausdehnung ein wenig zu. Von der Dorsalseite des Astes, vom Boden der Augenhöhle aus, zieht auf jeder Seite eine rostrad-caudad langgestreckte Knochenlamelle schräg ventrad (Abb. 21, 34 C: r L d P s). Caudal vereinigen sich die rostrad divergierenden Lamellen wieder mit dem Körper des Parasphenoid. Die geringe dorso-ventrale Kielung im Vergleich zu der Länge des rostralen Astes reicht jedoch nicht aus, um die Basis der Orbita druckresistent zu machen. *Blennius ocellatus* hat wie die meisten rezenten Teleostier eine auf Druck von der Mundhöhle her kaum zu beanspruchende, schmale, knöcherne Basis der Orbita.

Die Postorbitalregion ist dorso-ventral außerordentlich gestreckt, und zwar besonders durch den Bau des unpaaren Frontale und Parasphenoids. Der dorsale Ast des Parasphenoids ist an seiner Basis tief gespalten in zwei rostrad-dorsad divergierende Lamellen, zwischen denen das Orbitosphenoid sitzt. Der dorsale Ast bildet mit dem rostralen einen spitzen Winkel. Dorsad haben die beiden Lamellen des dorsalen Astes eine gemeinsame Naht mit dem weit herunter gezogenen Frontale. Das Alisphenoid zwischen den caudalen Anteilen der genannten Elemente, dem Sphenoticum, dem Prooticum und dem Orbitosphenoid gelegen, erreicht nicht mehr die caudale Grenze der Augenhöhle. Diese Grenze wird nur vom Frontale

Abb. 20 *Blennius ocellatus*; das Neurocranium; von der Seite.Abb. 21 *Blennius gattorugine*; das Neurocranium; von der Seite.Abb. 22 *Blennius sanguinolentus*; das Neurocranium; von der Seite.

und dem Parasphenoid gebildet. Sehr eigenartig ist das sekundär einheitliche Frontale gestaltet. Es hat einen breiten rostrad und ventrad orientierten Ast, der sich rostrad gabelt. Das Frontale hat weiterhin auf jeder Seite einen lateralen Processus, an dem der Circumorbitalring bindegewebig befestigt ist, und es bildet caudad den stark gewölbten vorderen Teil der Decke des Cavum cranii. Diesem Teil sitzt dorsal in der Mediane ein hoher Knochenkamm auf. Der Kamm besteht aus den beiden verwachsenen Lamellen der Frontalhälften, zwischen die ein von beiden Parietalia gemeinsam gebildeter Dorn hineingetrieben ist. Das Frontale ist in seiner Gesamtheit über der Augenhöhle rostro-ventrad und caudo-ventrad abgelenkt. Der halbrohrförmig gewölbte caudale Abschnitt des Frontale, der den vorderen Teil des Cavum cranii bedeckt, macht beinahe die Hälfte der dorsalen postorbitalen Ansatzfläche des M. adductor mandibulae und des M. levator arcus palatini aus. Im caudalen Bereich schließen die Parietalia diese Fläche durch Verlängerung des medialen Dorsalkammes des Frontale ab. Von einem bestimmten Punkt an spaltet sich der mediale Kamm auf den Parietalia caudad in zwei schräg auseinander strebende Knochenkämme, die kurz vor ihrem Ende steil zu den Epi- und Pterotica abfallen. Diese beiden Knochenelemente beteiligen sich ebenfalls, wenn auch nur mit einem geringen Anteil, an der Bildung der lateralen Kämme in deren unterstem seitlichen Ende. Die beiden caudad divergierenden Knochenkämme stehen nicht genau senkrecht auf dem Rücken des Neurocraniums, sondern sind schräg rostrad geneigt. Rostrad vergrößern sie die Ansatzflächen der bereits genannten Muskeln und caudad die der epaxonischen Muskulatur. Ventrad, unter den Epiotica und den Parietalia, liegen die Pterotica. Sie schicken einen schmalen keilförmigen Fortsatz rostrad, der die Ansatzfläche des M. levator arcus palatini vergrößert. Höchst eigenartig ist die Bildung der Gelenkrinne des Cranio-Hyomandibulargelenkes am Pteroticum. Dorsal und ventral von dieser Rinne ist nämlich je ein an seiner Basis breiter Processus entwickelt, der laterad in einer Spitze endet. Die beiden Processus erhöhen die Ränder der Gelenkpfanne laterad, so daß nur ein relativ geringer Spielraum für die Exkursion der Hyomandibula frei bleibt. Rostro-ventrad schließt sich dem Pteroticum das Sphenoticum mit der rostro-dorsalen Gelenkpfanne des Cranio-Hyomandibulargelenkes an. Das Sphenoticum liefert den dorsalen Teil der Gelenkpfanne und eine rostrad zwischen das Frontale und das Alisphenoid ein-

geschobene Knochenlamelle für die Ansatzfläche des *M. levator arcus palatini*. Der ventrale Teil der Gelenkpfanne gehört zum Prooticum. Dieser Teil des Gelenkes wird von einem kleinen Säulchen des Prooticum gestützt, das sich ventrad verbreitert und das Parasphenoid berührt. Einen dorsalen Dorn entsendet jedoch auch das Parasphenoid zum Säulchen des Prooticum. Caudad vom Prooticum liegt das blättchenförmige Opisthoticum, welches eine laterale, dorso-ventrad orientierte Crista besitzt. Von der durch das Pro-, Opisth- und das Pteroticum gebildeten seitlichen Fläche unter dem Cranio-Hyomandibulargelenk entspringt die Kiemenbogenmuskulatur.

An der Occipitalregion sind das Schädeldach und die Rückwand zu unterscheiden. Das Schädeldach bilden die Parictalia mit je einem Knochenkamm, dahinter die Epiotica und mediad das Supraoccipitale. Die Epiotica sind schwach konvex gebogen, so daß sie einen gleitenden Übergang des Schädeldaches in die Schädelrückwand ohne scharfen Knick vermitteln. Beide Anteile der Occipitalregion gleichen einem Walmdach. An den lateralen Ecken tragen die Epiotica je eine Leiste, welche die Höhle für den dorsalen Ast der Gabel des Posttemporale überdacht. Ventrad schließen sich den Epiotica die Exoccipitalia an. Sie umschließen laterad und dorsad das Foramen magnum. Eine schräg nach vorn ziehende, breite Knochenlamelle des Exoccipitale schafft eine ausgedehnte seitliche Ansatzfläche für den *M. trapezius*, der durch die Crista opisthotici von der übrigen dorsalen Kiemenbogenmuskulatur abgetrennt ist. Das Exoccipitale beteiligt sich also auch an der Bildung der Seitenwand unter dem Cranio-Hyomandibulargelenk. Ventrad von den Exoccipitalia liegt das unpaare Basioccipitale, welches nach den Seiten breit ausladend, zusammen mit dem ebenso gebauten caudalen Ast des Parasphenoid, ventrad der Postorbital- und Occipitalregion eine abgerundete Form verleiht.

2. *Blennius gattorugine* (Abb. 21, 23 B, 29)

Die praeorbitale Region ist bei *Blennius gattorugine* durch eine starke dorso-ventrale Streckung und rostrad durch eine nahezu senkrechte, transversale Abbruchfläche gekennzeichnet. Zur rostralen Abbruchfläche gehören die beiden Exethmoidalia, der Vomer und das Mesethmoid. Der Vomer besteht aus seinem Stiel und dem rostralen Köpfchen, das eine große Frontalplatte besitzt. Er ist unter dem rostralen Ast des Parasphenoid festgewachsen und cau-

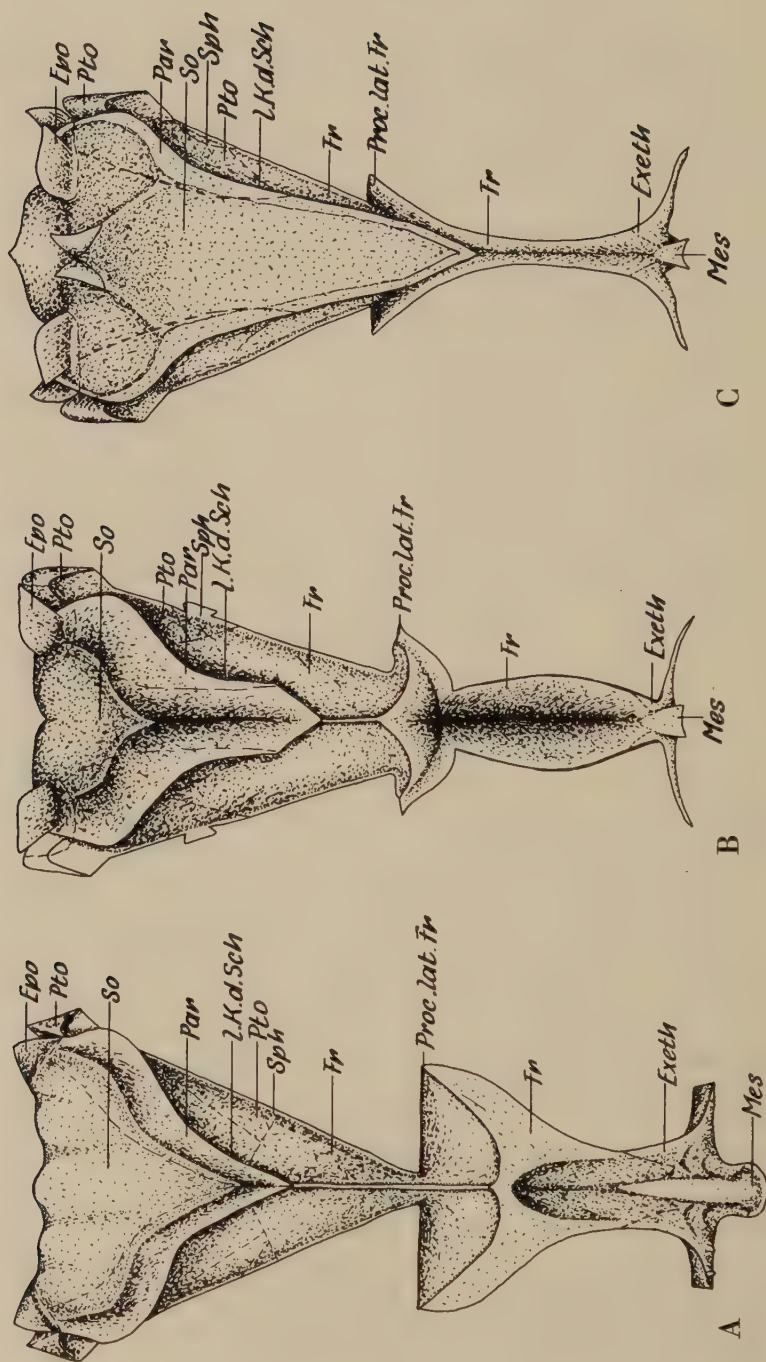


Abb. 23. Die Neurocranien der drei untersuchten Blenniiden; von oben. A. *Bl. ocellatus*; B. *Bl. gattorugine*; C. *Bl. sanguinolentus*

dad ein wenig darin eingekeilt. Auf dem ventralen Teil der Frontalplatte artikulieren auf jeder Seite die Maxillaria. Dorsad beginnt an der Frontalplatte des Vomer eine konkave Krümmung, die sich über die gesamte Frontalseite des Mesethmoid bis hoch zum Frontale erstreckt. Der zum Vomer gehörende Teil dieser Krümmung ist V-förmig, die Spitze des V ventrad gerichtet. Darauf sitzt der trapezförmige Anteil des Mesethmoid. Die stärkste Krümmung liegt an der gemeinsamen Naht von Vomer und Mesethmoid. Am Mesethmoid ist laterad je eine Führungsleiste angebracht, dorsad fehlt eine solche. Die beschriebene konkave Krümmung ist die Druck-Gleitfläche der praeorbitalen Region, gegen die sich die Processus ascendentes der Praemaxillaria abstützen. Das Mesethmoid ist zwischen die Exethmoidalia und ein kurzes Stück in den rostralen Ast des Frontale eingeschoben. Ein caudaler Fortsatz fehlt ihm, so daß die Befestigung des Mesethmoid dorsad relativ locker zu sein scheint. Weiter ventrad ist das Mesethmoid jedoch ebenfalls in den tief nach unten gezogenen rostralen Ast des sekundär einheitlichen Frontale eingeschoben und bekommt auf diese Weise erhöhte Festigkeit. Sie ist jedoch keinesfalls der des Mesethmoid bei *Blennius ocellatus* gleich. Seitlich sitzen die Exethmoidalia dem Mesethmoid an. Dorsad sind sie an und unter dem rostralen Ast des Frontale festgewachsen. Ventrad besitzen sie zwei Gelenke, mediad eines, mit dem das Palatin, und laterad eines, mit dem das Lacrimale artikuliert. Die sehr großen Nasalia sind dorsal an den Exethmoidalia und dem Mesethmoid syndesmotisch befestigt. Sie bedecken zu $\frac{3}{4}$ die Processus ascendentes der Praemaxillaria laterad und ein wenig dorsad.

Die Basis der Orbita besteht aus einem langen rostralen Ast des Parasphenoids und dem Stiel des Vomer. Von der dorsalen Kante dieses Paraspheniodastes geht nach jeder Seite eine rostrocaudad gestreckte Knochenlamelle schräg ventrad ab (Abb. 19, 30 B: r L d Ps). Ihre rostralen und caudalen Enden vereinigen sich wieder mit der dorsalen Kante des Parasphenoidastes. Zwischen beiden Knochenlamellen befindet sich in der Mediane ein Kiel des Parasphenoids. Rostrad gehört ein Teil des Stieles vom Vomer zu diesem Kiel.

Das Parasphenoid beteiligt sich auch am Aufbau der postorbitalen Region mittels zweier Äste. Einen Ast schickt das Parasphenoid dorsad und einen caudad. Der dorsale Ast ist tief gespalten in zwei dorsad divergierende Lamellen, zwischen denen das

Orbitosphenoid sitzt. Den Lamellen liegen die ziemlich großen Alisphenoide an, die von den Sphenotica und Prootica und dem unpaaren Frontale umgeben sind. Rostrad reichen sie bis zur fenestra orbitalis und stellen zusammen mit dem Frontale und dem Parasphenoid deren caudale Begrenzung dar. Das Dach der fenestra orbitalis besteht aus dem rostralen Processus des Frontale, der in zwei flügelartige laterale Processus übergeht, an denen der Circumorbitalring ansitzt. Von hier aus verläuft in der Mediane ein mächtig erhöhter Knochenkamm des Frontale caudad. Von ihm fallen die Seiten zunächst senkrecht, und dann schräg ab. Dieser Kamm tritt anschließend auf das Supraoccipitale über, das in diesen Kamm eingezapft ist, und gabelt sich hier in zwei caudad divergierende Knochenkämme, die über die Parietalia bis schließlich auf die Epi- und Pterotica verlaufen. Der Knochenkamm des Frontale steht genau senkrecht in der Medianen, die beiden lateralen Knochenkämme sind schräg nach vorn geneigt. Diese lateralen Knochenkämme begrenzen die Ansatzfläche der epaxonischen Muskulatur rostrad, und die des M. adductor mandibulae und des M. levator arcus palatini dorsad-caudad. Die Ansatzfläche der letztgenannten Muskeln ist das Schädeldach, welches aus dem Frontale, den Parietalia, den Pter- und Sphenotica besteht. Darunter liegt im rostralen Bereich eine vom Sphenoticum gebildete Knochenrinne, von der der M. dilatator operculi entspringt. Diese Ursprungsfläche erstreckt sich caudad bis zum Cranio-Hyomandibulargelenk. Dieses Gelenk besitzt eine vordere halbkugelige Gelenkpfanne. Deren dorsaler Anteil gehört zum Sphenoticum, ihr ventraler zum Prooticum. Caudad gleicht das Cranio-Hyomandibulargelenk einer Rinne. Sie wird vom Pteroticum gebildet. Ventrad besitzt sie einen Processus, der in bestimmter Weise die Adduktion des Suspensoriums einschränkt. Ein dorsaler Processus fehlt der Rinne. Von der lateralen Spitze des ventralen Processus aus zieht eine Crista des Opisthoticums schräg rostrad und ventrad. Sie trennt die Ursprungsfläche der dorsalen Kiemenbogenmuskeln von der des M. trapezius ab. Weiter ventrad liegt das Prooticum mit seinem kleinen Säulchen unter dem rostro-dorsalen Cranio-Hyomandibulargelenk. Die Basis der gesamten postorbitalen Region stellt der caudale Ast des Parasphenoides dar. Ihm liegt caudad das Basioccipitale auf. In der Occipitalregion unterscheidet sich *Blennius gattorugine* wenig von *Blennius ocellatus*. Am caudalen Schädeldach sei nur das Supraoccipitale erwähnt, welches sich sowohl an der Bildung der lateralen Leisten des Schädel-

daches beteiligt, als auch caudal sehr weit ventrad reicht bis in die Nähe des Foramen magnum.

3. *Blennius sanguinolentus* (Abb. 22, 23 C, 25)

Die Praeorbitalregion von *Blennius sanguinolentus* gleicht außerordentlich der von *Blennius gattorugine*, sowohl im Aufbau ihrer Knochenelemente, als auch in deren Gestalt. Ihre Knochenelemente sind zwar knöchern verwachsen, aber wenig verzahnt oder ineinander verkeilt. Die Praeorbitalregion besitzt daher nur eine geringe Festigkeit. Bei der Präparation lösen sich häufig die Exethmoidalia vom Mesethmoid ab. Diesem liegen die rostralen Äste der hier noch paarigen Frontalia nur auf, so daß das Mesethmoid weder dorsad-caudad, wie bei *Blennius ocellatus*, noch ventrad, wie bei *Blennius gattorugine*, in die Gabel des Frontale eingekeilt ist. Ganz gewaltig entwickelt sind dagegen die Nasalia. Sie liegen den Processus ascendentes der Praemaxillaria in voller Länge latero-dorsad an, reichen dorsad weit über sie hinaus und ventrad weit auf die Praemaxillaria. Über ihnen befindet sich eine dicke Bindegewebe- und Bändermasse. Deren Bedeutung wird weiter unten erklärt (vgl. S. 402).

Die Basis der Orbita gleicht ebenfalls der von *Blennius gattorugine*. Der Kiel des Parasphenoids reicht nicht bis zur Lotrechten der kleinen Säule des Prooticums caudad. Er endet bereits vor dieser Linie. Die beiden Lamellen, die von den dorsalen Kanten des Parasphenoid ausgehen, verlaufen nicht schräg ventrad, sondern horizontal, so daß ein Querschnitt durch die Basis der Orbita ein T ergibt; der horizontale Strich entspricht den beiden Knochenlamellen und das Ende des vertikalen dem Kiel des Parasphenoids (Abb. 34 A).

Im postorbitalen Bereich fällt die relativ kleine Ansatzfläche des M. adductor mandibulae und des M. levator arcus palatini auf. Sie ist — im Vergleich zu *Blennius ocellatus* und *Blennius gattorugine* — klein infolge der minimalen Entwicklung dorsaler Cristae auf dem Schädeldach, die ja mit zunehmender Höhe die Ansatzfläche dieser Muskeln vergrößern. Die beiden Frontalia besitzen keine nennenswerten lateralen Processus mehr, sondern nur noch an deren Stelle eine kurze Leiste von geringer Höhe, die caudo-dorsad die Augenhöhle überdacht. Besonders weit rostrad liegen die Alisphenoide. Das Orbitosphenoid ist auch ziemlich weit dorsad gewandert in Höhe der Alisphenoide. Es liegt nur noch an der Grenze

der dorsad divergierenden Lamellen des dorsalen Parasphenoidastes. Die lateralen Leisten der Frontalia bilden auf jeder Seite rostrad einen spitzen Winkel mit zwei ebenfalls niedrigen Knochenleisten, die jederseits auf dem Schädeldach vom Frontale über das Parietale, Pteroticum zum Epitoticum ziehen und dabei zunehmend divergieren. Diese Leisten entsprechen den lateralen Knochenkämmen des Schädels von *Blennius ocellatus* und *Blennius gattorugine*. Eine mediale Leiste fehlt den Frontalia, dem gesamten Schädeldach von *Blennius sanguinolentus*; folglich hat *Blennius sanguinolentus* auch eine geringere Ansatzfläche der Portion A₃ des M. adductor mandibulae und des M. levator arcus palatini als die eben genannten beiden anderen Blenniiden. Die Pterotica schicken eine lange und verhältnismäßig breite Knochenlamelle rostrad, die den größten Teil der Ansatzfläche im caudalen Bereich der oben erwähnten beiden Muskeln ausmacht. Der unterhalb dieser Fläche liegende Bezirk der postorbitalen Region, Pro-, Sphen- und Opisthoticum, ist genauso wie bei *Blennius gattorugine* gestaltet. Das gleiche kann von der Schädelrückwand gesagt werden. Das Schädeldach weicht jedoch erheblich vom Aufbau bei *Blennius ocellatus* und *Blennius gattorugine* ab. Das Supraoccipitale ist sehr lang und dadurch ist die Ansatzfläche der epaxonischen Muskulatur weit rostrad ausgedehnt zu einem langgezogenen gleichschenkligen Dreieck, dessen Spitze weit vorn über dem Dach der Augenhöhle liegt. Das Supraoccipitale reicht von dort aus caudad und ventrad bis zum Foramen magnum, über dem es stark ventrad abgknickt ist. Über diesem Knick liegen zwei kurze, kleine rostro-caudad orientierte Leisten.

Die Circumorbitalia (vgl. Abb. 24, 25, 30—33)

Bei allen drei Blenniiden ist ein kompletter Circumorbitalring vorhanden. Das am weitesten dorsad gelegene Circumorbitale, das Dermosphenoticum ist starr mit dem lateralen Processus des Frontale verwachsen. Bei *Blennius ocellatus* und *Blennius sanguinolentus* ist diese Befestigung außerordentlich stabil, da beide weit laterad reichende Processus besitzen und somit den Dermosphenotica eine, wenn auch schmale, so doch recht lange Verwachsungsfläche bieten. Untereinander sind die Circumorbitalia ebenfalls starr miteinander verbunden. Bis auf das Dermosphenoticum, das Lacrimale und das ihm proximale Circumorbitale, sind alle diese Knochenelemente recht schmal, wegen der geringen Größe des Schädels geradezu grazil. Sie zeigen die gleiche Form, die von dreieckigen Säulen, also

das gleiche Verfestigungsprinzip wie die Circumorbitalia des *Anarrhichas lupus*. Eine der drei Seiten weist rostrad, deren distale Kante latero-caudad. Die Circumorbitalia umgeben laterad die Augenhöhle. Bei keinem Blenniiden entspringen von ihrer Unterseite Fasern des M. adductor mandibulae. Da alle drei Blenniiden eine mächtige Portion A₃ des M. adductor mandibulae haben, ist der Circumorbitalring weit vom Opercularapparat entfernt. Rostrad

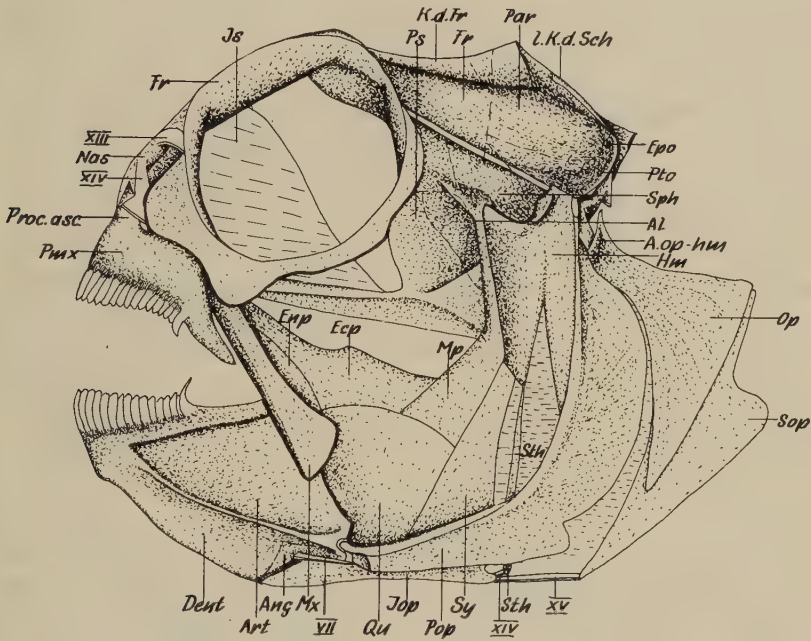


Abb. 24. *Blennius ocellatus*; das knöcherne Syncranium; von der Seite

artikuliert der Ring mittels eines Eigelenkes am Exethmoid. Die eiförmigen Gelenkköpfe des Exethmoid sind bei *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* genau an der Ecke angeordnet, wo laterale und ventrale Kante des Exethmoid zusammenstoßen. Bei *Blennius ocellatus* liegt der Gelenkkopf ein wenig mehr mediad. An der Innenseite des Lacrimale befindet sich eine entsprechende Gelenkpfanne. Dieses Eigelenk gestattet, daß das Lacrimale dorsad gleitet, wobei dessen ventrale Kante laterad und dorsad, und seine mediale Kante mediad und ventrad gedreht wird. Die hierfür dorso-caudad notwendige Beweglichkeit gewährt die Elastizität des relativ schmalen Circumorbitalringes, welcher zwischen Dermosphenoticum

und Lacrimale ein wenig um seine Längsachse tordiert werden kann. Die theoretisch mögliche Exkursion um die Längsachse des Eigelenkes konnte nie am lebenden Fisch beobachtet werden. Bei allen drei Blenniiden wird der Circumorbitalring auf Druck beansprucht, jedoch in unterschiedlicher Weise und unterschiedlicher Intensität. Bei *Blennius ocellatus* ist der mittlere Abschnitt der Circumorbitalia-Reihe ziemlich steil gestellt, bei *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* weniger. Bei *Blennius ocellatus* steht das Lacrimale zur Hälfte an seiner ventralen Kante mit dem Praemaxillare in Kontakt, während bei *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* das Lacrimale nur rostrad mit seiner Spitze das Praemaxillare, daneben aber vorwiegend das Maxillare berührt. Das kleinste Lacrimale hat *Blennius ocellatus*, obschon er der größte der drei Blenniiden ist, ein größeres Lacrimale hat *Blennius gattorugine* und das größte *Blennius sanguinolentus*. Bei *Blennius sanguinolentus* überdeckt es fast vollständig das Maxillare. Rostrad und ventrad befindet sich an ihm eine Aussparung für den Processus maxillaris palatini (Abb. 23 A, 23 B: Proc m pl), der durch diese Aussparung hindurch tritt und in einer rinnenartigen Bildung des Maxillare artikuliert. Knorpelpolster zwischen der Unterseite des Lacrimale und dem Maxillare, bei *Blennius ocellatus* auch dem Praemaxillare, sind bei keinem der drei Blenniiden vorhanden.

Der erste Kieferbogen und der Kieferstiel (Abb. 24, 25, 29)

Zum ersten Kieferbogen gehören die Mandibel, die Praemaxillaria, die Maxillaria und die Palatina-Pterygoidspange mit dem Quadratum. Der Kieferstiel besteht aus Elementen des ersten und zweiten Kieferbogens und des Opercularapparates. Weil diese heterogenen Knochen mit dem Kieferstiel eine funktionelle Einheit und dieser mit der Palatin-Pterygoidspange das Suspensorium bildet, sollen sie an dieser Stelle mit besprochen werden.

Die Praemaxillaria aller drei Blenniiden sind bezahnt und beißtütig, jedoch in verschiedenem Maße. Die Praemaxillaria haben nur je einen Processus ascendens, der Processus articularis und der Processus maxillaris fehlen. Eine caudad gerichtete Gelenkfläche auf der Innenseite des Praemaxillare unter dem Processus ascendens muß als Rest des Processus articularis gedeutet werden. Die Gelenkfläche, mittels derer das Praemaxillare mit dem Maxillare artikuliert, ist bei allen drei Blenniiden vorhanden. Dieses Gelenk ist die Articulatio praemaxillo-maxillaris. Die Praemaxillaria sind mit ihren medialen Seiten ebenso wie ihre Processus ascendentes bindegewebig miteinander verwachsen. Eine leichte Spreizung der caudalen Praemaxillarenden infolge der Splanchnokinetik wird da-

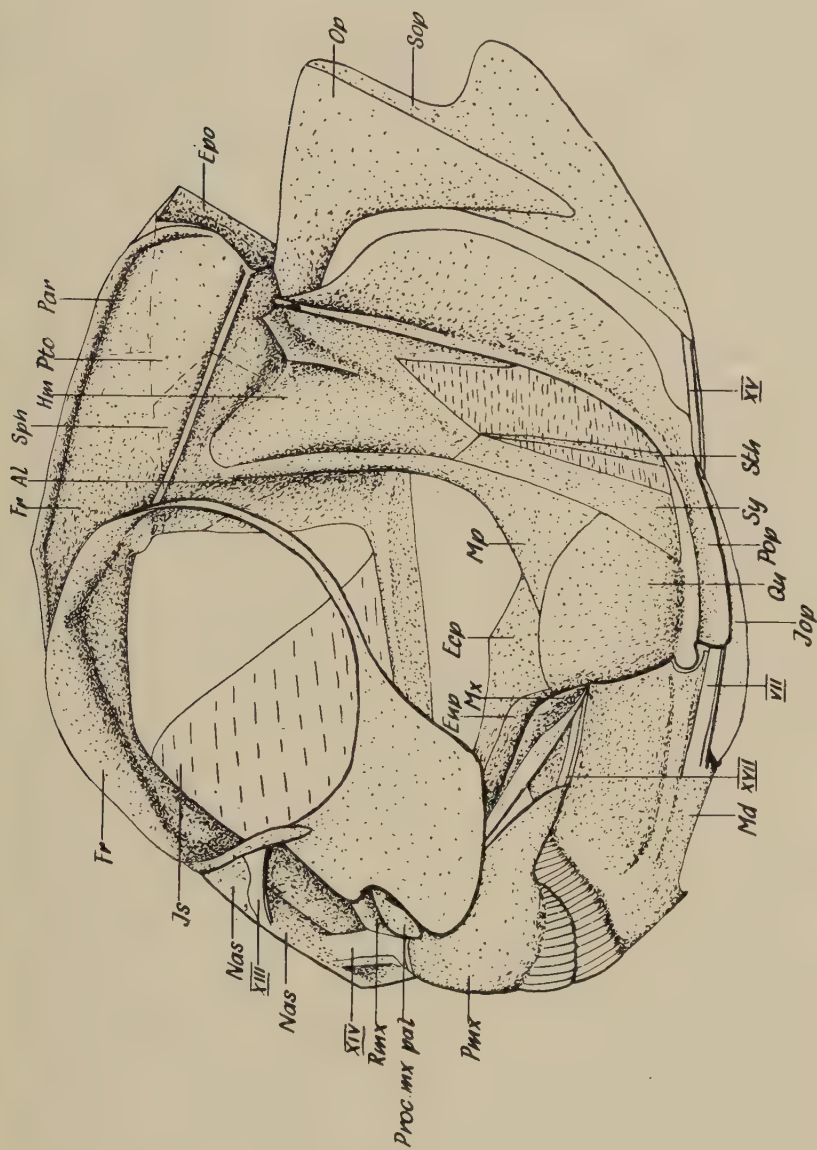


Abb. 25. *Blennius sanguinolentus*; das knöcherne Syncranium; von der Seite.

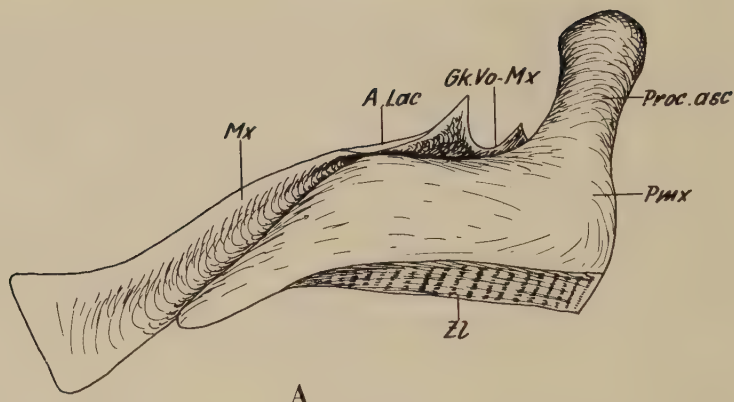
durch möglich. Die Praemaxillaria sind recht groß im Vergleich zu den Maxillaria. Wie bereits auseinandergesetzt wurde (vgl. S. 297), vollzog sich in der Entwicklung der Teleostier ein Funktionswechsel der Maxillaria, der in einer Reduktion der Oberkieferfunktion auf die Praemaxillaria zum Ausdruck kommt, während das Maxillare im sog. Maxillarapparat funktioniert (H o f e r 1945). Dieser Entwicklung läuft die Verkleinerung des Maxillare unter gleichzeitiger Vergrößerung des Praemaxillare parallel. Die ziemlich großen Praemaxillaria und relativ kleinen Maxillaria der drei Blenniiden — sie sind bei *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* kleiner und weniger stabil als bei *Blennius ocellatus* — deuten auf einen fortgeschrittenen Entwicklungsstand hin, trotz der Bezeichnung der Praemaxillaria und deren Beißtätigkeit. Hierin unterscheidet sich *Blennius ocellatus* stark von *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus*, und er soll auch daher zunächst getrennt behandelt werden.

Von allen drei Blenniiden hat *Blennius ocellatus* das stabilste Praemaxillare. Am Praemaxillare lassen sich zwei Teile unterscheiden, ein kräftiges Caudalende und ein stabileres Rostralende mit dem Processus ascendens. Caudad ist das Praemaxillare ein wenig ventrad abgewinkelt. Das Rostralende des Praemaxillare verjüngt sich dorsad zu dem an seiner Basis breiten, gedrungenen und druckresistenten Processus ascendens. Es ist keinerlei Naht zwischen dem Praemaxillare und dessen Processus ascendens zu bemerken (Abb. 26 A, Proc asc). Auf der Dorsalseite ist das Praemaxillare von *Blennius ocellatus* nahe der Basis des Processus ascendens besonders breit und hat hier eine flache Einbuchtung mit transversaler Mulde und eine schräg ventrad geneigte Fläche ausgebildet. Auf dieser Innenfläche liegt das Maxillare dem Praemaxillare bei starker Kontraktion des M. adductor mandibulae eng an (Abb. 26 A, 26 B). In die flache Einbuchtung paßt ein rinnenartiger Teil des rostralen Maxillarendes mit seiner Unterseite hinein (Abb. 26 A, 26 B: R). Die Ränder der Rinne stehen quer zur Längsachse des Maxillare und des Praemaxillare. Der rostrale Rand der Rinne ist mediad und dorsad zu einem abgeplatteten Gelenkkopf (Abb. 26 B: Gk Vo-Mx) verbreitert, der auf einer Fläche der Frontalplatte des Vomerköpfchens gleitet. Vom caudalen Rand der Rinne aus ist caudad ein kurzes Stück des Maxillare ausgespart. Durch diese Aussparung hindurch gewinnt das Lacrimale von oben her direkten Kontakt mit dem Praemaxillare (Abb. 26: Lac und Abb. 26 A; A Lac) und zwar

auf eine erhebliche Strecke, die viel länger ist als bei *Blennius gattorugine*. Unter der Rinne ist das Maxillare schräg rostrad und ventrad zum Praemaxillare hin ausgezogen und bildet mit ihm die Articulatio praemaxillo-maxillaris. Insgesamt gesehen erscheint das Maxillare um seine Längsachse leicht tordiert. Sein caudales Ende ist seitlich komprimiert und noch nicht tordiert. Rostrad ist die laterale Seite jedoch so stark gedreht, daß sie schräg ventrad weist und dort das Praemaxillare überdeckt. Auf diese Weise erhält das Praemaxillare ein knöchernes Widerlager für den dorsad gerichteten Beißdruck am Circumorbitalring und am Maxillare, das seinerseits wieder diesen Druck an den Processus maxillaris palatini weitergibt (vgl. unten).

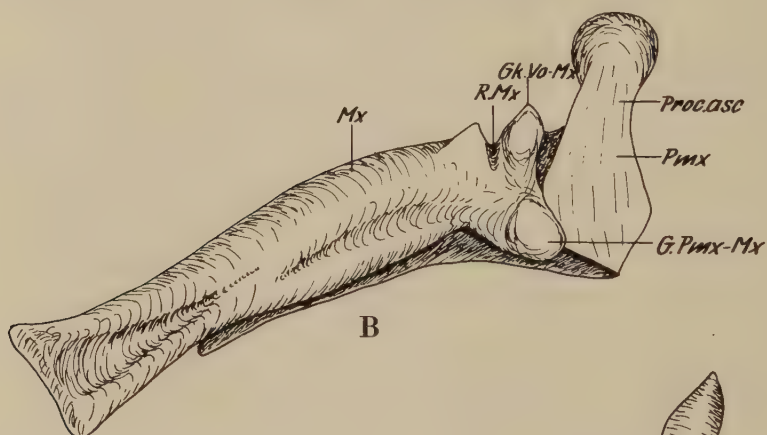
Während die caudalen Äste der Praemaxillaria bei *Blennius ocellatus* erheblich länger sind als ihre rostralen, zur Mediane gekrümmten Abschnitte, sind bei *Blennius sanguinolentus* beide Abschnitte etwa gleich lang. Die Praemaxillaria erscheinen daher — von vorn gesehen — sehr breit: *Blennius sanguinolentus* hat überhaupt von allen drei Blenniiden das rostrad breiteste Maul. Das caudale Ende des Praemaxillare ist bei ihm und bei *Blennius gattorugine* spitz und ziemlich schwach. Die Processus ascendentes sind bei ihnen ebenfalls schwach und seitlich komprimiert zu blättchenartigen Gebilden. Sie sitzen wie die Schenkel eines Reiters dem dorsad gewulsteten Rand der Praemaxillaria auf (Abb. 26 C). Laterad und mediad sind sie mit dem Praemaxillare knöchern und dazwischen knorpelig verwachsen. An den medialen Breitseiten stützen sie sich gegeneinander ab, sind jedoch nur caudal syndesmotisch verbunden. Rostrad divergieren sie, so daß zwischen der dorsalen Syndesmose und der rostralen Divergenz ein nach vorn offener Winkel entstanden ist. Am stärksten divergieren rostrad die Processus ascendentes praemaxillares bei *Blennius sanguinolentus*. Dorsal ist ihre caudale Kante zu einer kleinen, ebenfalls syndesmotisch verbundenen Fläche erweitert. Diese winzige Berührungsfläche mit der Druck-Gleitfläche des Mesethmoid ist besonders stark ossifiziert. Infolge der sonderbaren Ausbildung und Befestigung an den Praemaxillaria sind die Processus ascendentes von *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* zweifellos wenig druckresistent.

Die Maxillaria von *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* sind in ihrem rostralen Teil genau so gebaut wie die von *Blennius ocellatus*. Nur die Ränder ihrer Rinne haben bei *Blennius*



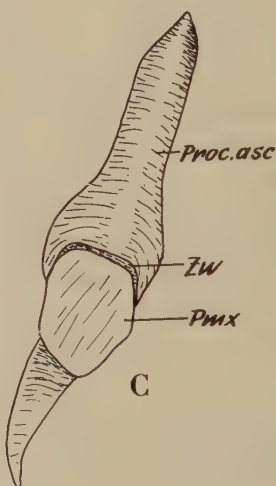
A

Abb. 26 A. *Blennius ocellatus*; Maxillare und Praemaxillare bei Adduktion der Mandibel; von außen; entfernt sind die Zähne des Praemaxillare.



B

Abb. 26 B. *Blennius ocellatus*; Maxillare und Praemaxillare bei Adduktion der Mandibel; von innen; entfernt sind die Zähne des Praemaxillare.



C

Abb. 26 C. *Blennius sanguinolentus*; Querschnitt durch das rechtsseitige Praemaxillare medial neben dem Processus ascendens.

nius sanguinolentus eine beträchtliche Erhöhung und transversale Verlängerung erfahren. Mit ihnen ist auch der Gelenkkopf des Maxillare an der Articulatio palatino-maxillaris im Vergleich zu diesem Gelenk des *Blennius ocellatus* verstärkt. Eine Mittelstellung bezüglich der Ausbildung dieses Maxillarabschnittes nimmt *Blennius gattorugine* ein. Die Ränder seiner Maxillarrinne sind nicht so hoch wie die von *Blennius sanguinolentus*, aber höher als die von *Blennius ocellatus*. Die eigentliche Maxillarspange ist bei *Blennius sanguinolentus* und *Blennius gattorugine* weniger stabil als die von *Blennius ocellatus* und an ihrem caudalen Ende schaufelartig verbreitert, so daß die caudale Region der Maxillarspange um ihre Längsachse gewinkelt ist. Die Spitze dieses Winkels weist nach außen, die beiden Schenkel des Winkels mediad und dorsad. Dadurch ist eine breite ventrale Seite entstanden, anstelle einer sonst üblichen medialen Seite. Das Lacrimale berührt bei *Blennius gattorugine* das Praemaxillare nur noch rostrad ein wenig, bei *Blennius sanguinolentus* überdeckt es den größten Teil des Praemaxillare. Auch hierin weicht *Blennius sanguinolentus* am stärksten von *Blennius ocellatus* ab.

Die Mandibel aller drei Blenniiden ist sehr stabil. Rostrad sind der rechte und linke Mandibelast syndesmotisch miteinander verbunden. Von der Syndesmose aus ziehen die Dentalia laterad oder latero-caudad bis zur rostralen Spitze des Articulare. Hier biegen sie caudad ab und teilen sich in einen ventralen und einen dorsalen Ast. Während der transversale, laterad gerichtete Abschnitt des Dentale mit seiner Zahnkante kontinuierlich in den caudalen, dorsalen Ast übergeht, senkt sich der ventrale, caudale Ast ventrad sehr entschieden ab. Der zahntragende, laterad gerichtete Abschnitt des Dentale ist bei *Blennius ocellatus* am kürzesten, bei *Blennius sanguinolentus* am längsten. Dieser hat den rostrad breitesten Unterkiefer. Die Mandibel ist außen konvex und innen konkav gebogen. Zu dem Quadrato-Mandibulargelenk hin wird die Mandibel immer höher. Bei *Blennius ocellatus* ist auf der Innenseite der Mandibel, zwischen ventralem und dorsalem Ast des Dentale ein knöcherner Pfeiler eingesetzt, der beide Äste verbindet. Während bei *Blennius ocellatus* der dorsale und der ventrale Ast — in Aufsicht von oben her — beinahe in gleicher Lage caudo-laterad ziehen, divergieren bei *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* beide Äste beträchtlich. Bei *Blennius gattorugine* strebt der ventrale Ast stärker laterad als der dorsale. Bei *Blennius*

sanguinolentus zieht der dorsale Ast parallel zur Mediane caudad, er steht in einer Sagittalebene. Diese Divergenz der Äste des Dentale ist für die Wirkung des *M. adductor mandibulae*, vor allem seines intramandibularen Teiles *A ω* von Bedeutung.

Das Quadrato-Mandibulargelenk ist im Vergleich zu anderen Teleostiern dorsad versetzt an der Mandibel. Bei *Blennius ocellatus* liegt es beinahe in der Mitte des caudalen Mandibelrandes, da diesem Blenniiden die Knochenlamelle auf dem dorsalen Ast des Dentale fehlt. Dicht am Quadrato-Mandibulargelenk ist das Articulare gewaltig verbreitert (Abb. 27 A). Es ist ein Walzengelenk entstanden, das an das des Brech-Scheren-Gebisses der Carnivoren erinnert. Bei *Blennius ocellatus* ist die Gelenkrinne noch relativ offen, bei *Blennius sanguinolentus* und bei *Blennius gattorugine* aber weitgehend geschlossen. Die Ränder der Rinne sind überhöht und in der Mitte ein wenig eingeschnürt (Abb. 27 A). *Blennius ocellatus* und *Blennius gattorugine* haben eine nur unmerklich schwach in der Mitte abgewinkelte Gelenkrinne, die von *Blennius sanguinolentus* ist stärker gewinkelt. Diese Abwinkelung, genauer Knickung der Gelenkrinne um ihre kurze Achse ermöglicht das bei der Splanchnokinetik notwendige Luxurieren des Quadrato-Mandibulargelenkes. Unter dieser Rinne liegt das bei allen drei Blenniiden kleinere Angulare. Mit dem Articulare zusammen bildet es die ventrale Hälfte der caudalen Mandibelkante. Die caudalen Kanten der dorsalen und ventralen Hälfte der Mandibel sind seitlich gegeneinander versetzt (Abb. 27 A). Die caudale Kante zieht schräg mediad, liegt demnach unter dem medialen Teil der Gelenkrinne, unter ihrem giebelartigen Vorsprung. Die dorsale Hälfte der caudalen Mandibelkante dagegen zieht vom lateralen Teil der Gelenkrinne aus zum Processus coronoideus. Durch diese seitliche Verschiebung ist laterad unter der Gelenkrinne des Articulare ein freier Raum entstanden. Zusammen mit der weit rostrad vorgezogenen unteren Ecke der ventralen Hälfte der caudalen Mandibelkante, wird dieser Raum unter dem Quadrato-Mandibulargelenk außerordentlich bedeutungsvoll für das Absenken der Mandibel. Eine „partielle Zwangsläufigkeit“ im Sinne von Petersen (1914) in den beiden kinetischen Ketten, die die Mandibel absenken, fehlt nämlich bei allen drei Blenniiden.

Das Suspensorium der Blenniiden ähnelt dem der Anarrhichidae in Aufbau und Proportionierung bis auf das Palatinum. Dieses trägt keine Zähne wie bei *Anarrhichas*, sondern ist nur die ro-

strale Verlängerung der Pterygoidspergung. Das Palatinum ist recht eigenartig gestaltet. Normalerweise besitzt es bei den Acanthopterygii einen rostrad oder rostro-dorsad gerichteten Dorn, den Processus maxillaris palatini. Bei den Blenniiden ist dieser Dorn laterad orientiert. Bei *Blennius gattorugine* (Abb. 29; Proc mx pal) und bei *Blennius sanguinolentus* ist seine Spitze abgeplattet und weist ventrad. Die Unterseite des Processus ist schwach gekielt. Die längsten Processus mit gleichzeitig am meisten ventrad gezogener Spitze hat *Blennius sanguinolentus*. Bei ihm und bei *Blennius gattorugine* ist rostrad an der Spitze des Lacrimale sogar eine Kerbe ausgespart (vgl. Abb. 25, 30, 32), da ihr Processus maxillaris palatini bis zur Außenseite der Oberkieferregion hervorragt. Die Processus liegen wie die Ruder eines Bootes in einer Dolle, der rinnenartigen Ausbildung am rostralen Ende der Maxillaria. Gegenüber der Basis des Processus maxillaris palatini befindet sich eine Articulatio exethmo-palatina. Sie ist eine echte Diarthrose,

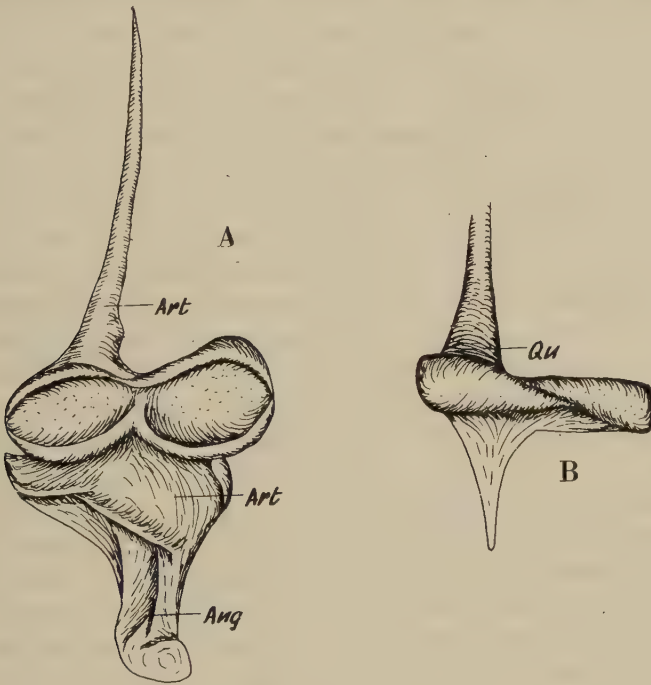


Abb. 27 A. *Blennius ocellatus*; die Gelenkpfanne des Kiefergelenkes; von hinten; das Angulare liegt außen.

Abb. 27 B. *Blennius ocellatus*; der Gelenkkopf des Kiefergelenkes von hinten.

keine Syndesmose. Bei *Blennius ocellatus* ist der palatinale Teil des Gelenkes gewinkelt und zwar derart, daß eine schwach konkave Hälfte ausgebildet ist, deren Artikulationsfläche caudo-dorsad weist, und eine längere, nicht gewölbte Gelenkhälfte, die rostro-dorsad gerichtet ist. Ihr caudales Ende geht in die dorsale, caudad weit ausgezogene Kante des Palatin über. Die beiden Hälften der palatinalen Gelenkfläche stehen etwa im rechten Winkel zueinander. Ihnen gegenüber liegen entsprechend gewinkelte Hälften der Gelenkflächen des Exethmoid (Abb. 20: Gf Exeth-Pal). Deren rostro-ventrad orientierte Hälfte ist ein eiförmiger Gelenkkopf mit von rostro-dorsad nach ventro-caudad laufender langer Achse. Dieser Teil gelenkt mit der schwach konkaven Hälfte der Gelenkfläche des Palatins. Gegen die Gelenkfläche des Exethmoid stützt sich das Palatin ab und somit das gesamte Suspensorium. Die Palatina von *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* sind einfacher gebaut. Sie stützen sich mit einer ebenen, etwas verbreiterten Artikulationsfläche dorsad gegen eine ventrad und ein wenig laterad zeigende Fläche des Exethmoid. Die Stütz-Gelenkflächen liegen bei *Blennius gattorugine* und bei *Blennius sanguinolentus* dem Kiel des Vomerstielchens näher als bei *Blennius ocellatus* (Abb. 21, 22: Gf Exeth-Pal). Zu den Pterygoiden hin ist bei allen drei Blenniiden das Palatin gegabelt. In diese Gabel sind die rostralen Enden des Ecto- und Entopterygoids eingekeilt. Auf diese Weise wird die Festigkeit der Palatin-Pterygoidspange erhöht. Sie kommt jedoch keinesfalls der von *Anarrhichas lupus* gleich. Ento- und Ectopterygoid sind die Knochen des Suspensoriums der Blenniiden, die in der Lage und Gestalt denen von *Anarrhichas* am meisten ähneln. Die rostro-ventrale Kante der Palatin-Pterygoidspange ist mediad und laterad verstärkt. Besonders trifft das für das ventrad angeschlossene Quadratum zu, welches den walzenförmigen Gelenkkopf des Quadrato-Mandibulargelenkes trägt. Der Gelenkkopf ist nicht eine durchgehende, transversal gestellte Walze, sondern in der Mitte eingeschnürt. Er gleicht mehr einem Unendlichzeichen (∞), dessen Schlingen aus zwei erhabenen Ovalen bestehen (Abb. 27 B). Die dünne Stelle, an der sich die beiden Ovale berühren, werden von zwei hochgezogenen Einschnürungen der Gelenkpfannenränder des Articulare umfaßt. Die rostro-ventrale Kante der Palatin-Pterygoid-Quadratspange endet vor der medialen Schlinge des walzenförmigen Gelenkkopfes des Quadratum. Ventral geht das Quadratum in einen caudad verlängerten Ast über, der mit dem Praeoper-

culare verwächst. Dieser Ast geht jedoch von der lateralen Schlinge des Gelenkkopfes aus, so daß er gegen die rostro-ventrale Kante des Quadratum seitlich versetzt ist. Diese Divergenz wird durch eine starke Mediadwölbung der zwischen beiden Teilen gelegenen Fläche des Quadratum ausgeglichen. Besonders stark ist diese Mediadwölbung im ventralen Teil des Quadratum. Diese Mediadwölbung des Quadratum setzt das dorso-ventrad gestreckte, lamellenartige Metapterygoid fort. Mit seiner dorsalen Spitze reicht es bis auf das Sphenoticum, mit dem es mittels Bindegewebe, also beweglich, verbunden ist. Die rostrale Partie des Cranio-Hyomandibulargelenkes ist dadurch gewissermaßen rostrad verlängert. Caudal ist das Metapterygoid mit dem Hyomandibulare und dem Symplecticum verwachsen. Das bei allen drei Blenniiden sehr große Symplecticum ist ventral in das Quadratum eingekeilt. In seiner unteren Hälfte ist es verbreitert und schließt eine Lücke, die zwischen dem großflächigen Teil des Quadratum und seinem caudalen Ast vorhanden ist. Trotzdem bleibt im knöchernen Suspensorium rostral vom Stylhyale eine kleine Lücke frei und caudal von ihm, zwischen dem Praeoperculare und dem Hyomandibulare, eine große Lücke frei, die Bindegewebe überdeckt. Das Stylhyale ist nur mit seinem dünnen, sehr schmalen Dorsalende syndesmotisch mit dem Stiel des Hyomandibulare verbunden (Abb. 25 Sth). Ventrad wird das Stylhyale breiter und umfaßt schließlich mit seinem gegabelten Ende ein kugeliges Gelenkköpfchen des Epihyale (Abb. 28).

Das Cranio-Hyomandibulargelenk ist bei allen drei Blenniiden schräger zur Medianen gestellt als bei *Anarrhichas*. Das Hyomandibulare ist dorsad ziemlich breit, sowohl rostro-caudad als auch transversal. Rostrad besitzt es einen kugeligen, caudad einen eiförmigen bis walzenförmigen Gelenkkopf. Neben dem letzten der beiden Gelenkköpfe liegt laterad eine Crista, die bei *Blennius ocellatus* am längsten ist und dorsad über das Cranio-Hyomandibulargelenk hinausragt. An dem oberen Teil der genannten Crista sind eine mediale und eine rostrale Seite ausgebildet, an denen Muskulatur inseriert. Vom caudalen, walzenförmigen Gelenkkopf aus streckt sich das Hyomandibulare noch weiter caudad. Unter diesem am weitesten caudad gelegenen Anteil des Hyomandibulare ist mediad vom Praeoperculare ein echter Processus opercularis mit eiförmigem Gelenkkopf vorhanden. Das Praeoperculare, das ihn teilweise mit seinem bis hoch zum Cranio-Hyomandibulargelenk gezogenen Anteil überdeckt, umfaßt den Kieferstiel caudad und ist mit dem

Hyomandibulare und den Quadratum verwachsen. Sein ventraler Teil — es hat die Form eines Bumerang (Abb. 24, 25, Pop) — reicht bei *Blennius sanguinolentus* am weitesten rostrad, bei *Blennius gattorugine* weniger weit und bei *Blennius ocellatus* ist er vento-rostrad gerichtet und erscheint daher etwas kürzer. Infolgedessen ist auch das Kiefergelenk bei *Blennius sanguinolentus* am weitesten rostrad, bei *Blennius ocellatus* vergleichsweise am weitesten caudad gelegen (Abb. 19 B). *Blennius gattorugine* nimmt bezüglich der Lage dieses Gelenkes eine Mittelstellung ein. Der funktionelle Vorteil dieser verschiedenen Stellungen des Kiefergelenks ist weiter unten erörtert (vgl. S. 420).

Der zweite Kieferbogen

Zum zweiten Kieferbogen gehören das Hyomandibulare, das Stylhyale, das sog. Epihyale, das Ceratohyale und die zwei Hypohyalia. Das Hyomandibulare wurde bereits beim ersten Kieferbogen wegen seiner funktionsmechanischen Beziehungen zum Suspensorium und dem Neurocranium beschrieben; es bleibt daher in den folgenden Ausführungen unberücksichtigt.

Das Stylhyale der Blenniiden weicht von der „normalen“ Gestalt der Stylhyalia der Teleostier ab (Abb. 28: Sth). Im Ver-

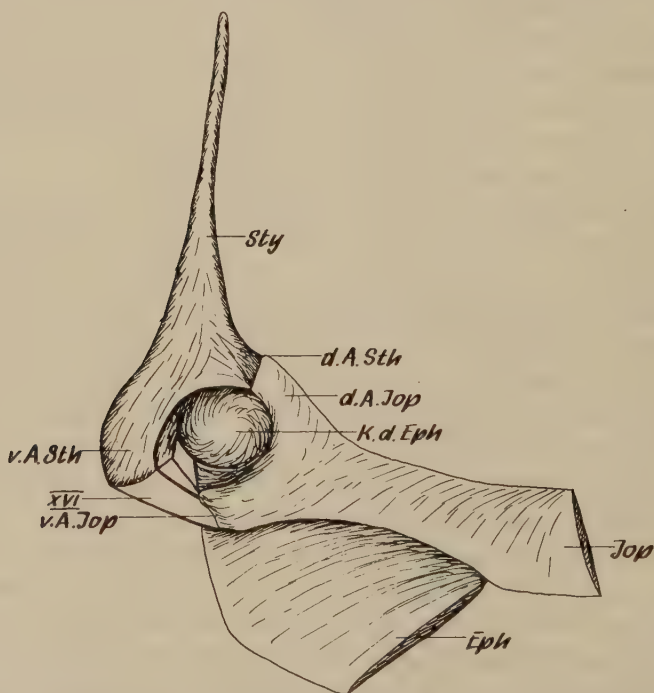


Abb. 28. *Blennius ocellatus*; das Kugelgelenk, gebildet vom Interoperculare, dem Styl- und Epihyale (rechte Seite) von außen.

gleich zu den anderen Knochen des Schädels ist es sehr lang, genau so lang wie das Hyomandibulare. Sein dorsales Ende, mit dem es syndesmotisch am Hyomandibulare befestigt ist, läuft in einer Spitze aus. Ventrad verbreitert sich das Stylhyale und endet in einem asymmetrischen Gabel. Deren dorsaler Ast ist kurz und schmal, ihr ventraler lang, breit und ventrad gezogen. Dieser Teil des Stylhyale ragt etwa 1—2 mm über den unteren Rand des Praeoperculare hinaus (Abb. 25: Sth). Die Gabel bildet mit ihren beiden Ästen eine Gelenkpfanne, die sich mit der Gabel des Interoperculare zu einem Ring zusammenschließt (Abb.: 28, vgl. S. 386), dessen Gelenkfläche mediad geneigt ist. In ihr artikuliert ein kugeligter Gelenkkopf des sog. Epihyale. Vor dem Gelenkkopf liegt mediad und rostrad ein Processus des Epihyale, mit dem syndesmotisch das Interoperculare verbunden ist. Ventrad und rostrad verbreitert sich das Epihyale gewaltig und geht in das große, stabile Ceratohyale über. Von beiden Knochen aus greifen auf der Innen- und der Außenseite Knochenstrahlen ineinander, verzahnen sich und überdecken die dünne Knorpellinie zwischen beiden Hyalelementen. Ventral und dorsal ist die Knorpellinie deutlich zu erkennen und außerdem wird sie sichtbar, wenn die Hyalia gewaltsam auseinander gezogen werden. Epi-, Cerato- und Hypohyalia sind eine starre Spange. Sie können nicht gegeneinander bewegt werden. Am Epihyale und am caudalen, dem Epihyale proximalen Teil des Ceratohyale, sitzen laterad und ventrad die Radii branchiostegi an. Das Ceratohyale hat die Gestalt einer langgestreckten Hantel. Von der Mitte an ist das Ceratohyale konkav gebogen. Diese Konkavität setzt sich fort über die Hypohyalia. Die ventralen Hypohyalia haben einen ventrad orientierten Processus, an dem das Urohyale syndesmotisch kurz und straff befestigt ist. Etwas weniger kurz und straff ist die Syndesmose zwischen den Hypohyalia der rechten und der linken Seite.

Die Opercularia

Die Opercularia sind durch ihre Lage, mehr oder weniger stark auch durch ihre Funktion in drei anatomische und funktionelle Einheiten getrennt. Das Operculare und das Suboperculare sind der Kiemendeckel, das Praeoperculare aber ist das caudale Element des Suspensoriums. Zwischen beiden Einheiten liegt eine bindegewebige Haut. Diese Verhältnisse zeigen die meisten Teleostier. Neu dagegen ist die weitgehende Trennung des Interoper-

culare vom Kiemendeckel und der direkte Anschluß an die Hyal-elemente. Bau und Lage von Styl- und Epihyale zueinander sind weiter oben beschrieben (vgl. S. 384). Diesen Elementen schließt sich unmittelbar das Interoperculare an und zwar an der Stelle, wo jene beiden Elemente miteinander artikulieren. Das Interoperculare ist lang und schmal, liegt mediad vom ventralen Ast des Praeoperculare und wird von ihm zum größten Teil überdeckt. Ventral ist ein schmaler Teil sichtbar, rostral ein größerer unter dem Cranio-Hyamandibulargelenk. Caudad erweitert sich das Interoperculare zu einer Gabel mit zwei kurzen, gedrungenen Ästen, die eine Gelenkpfanne bilden (Abb. 28). Der dorsale Ast berührt den kurzen dorsalen Ast der Stylhyalgabel, und der ventrale Ast reicht bis dicht an den ventralen, langen Ast des Stylhyale. Ein winziger Spalt bleibt zwischen beiden Knochenelementen frei, wird aber von einem elastischen, bandartig differenzierten Bindegewebe (XVI), welches an beiden Teilen ansitzt, überbrückt. Die Kontaktstelle der dorsalen Äste — der des Interoperculare befindet sich über dem des Stylhyale — liegt mehr mediad, die ventralen Äste mehr laterad. Das Stylhyale und das Interoperculare bilden einen Ring, in dem der kugelige Gelenkkopf des Epihyale artikuliert. Die Gelenkfläche des Interoperculare befindet sich auf der Innenseite der Gabel. Der dorsale Ast der Gabel des Interoperculare ist außerdem mit einem dorsad gerichteten Dorn des Epihyale syndesmotisch verbunden. Auf diese Weise ist eine sehr enge Verbindung des Interoperculare mit dem Epihyale geschaffen worden. Rostral ist das Interoperculare an seiner Kontaktstelle mit dem Angulare syndesmotisch verbunden und transversal verbreitert, so daß es eine vergrößerte Ansatzfläche besitzt. Diese Syndesmose ist kurz und straff. Sie reicht an der Unterseite der Mandibel weit rostral (Abb. 24, 25 B: Jop). Das Interoperculare ist bei den Blenniiden also unmittelbar und gelenkig, durch ein Kugelgelenk mit dem Epihyale und eine Syndesmose mit der Mandibel verbunden. Normalerweise übernimmt ein Lig. mandibulo-interoperculare die letzte der beiden Verbindungen. Dieses Band ist zusätzlich bei allen drei Blenniiden vorhanden. Es entspringt von der Mitte des Interoperculare auf dessen dorsaler Kante und verbindet dieses zusätzlich mit der Mandibel, auf der es weiter rostral und weiter dorsad ansitzt als das Interoperculare selbst (VII). Ein zweites Ligament (Abb. 24: XV) zwischen dem ventralen Ast der Gelenkgabel des Interoperculare und dem Suboperculare stellt die Verbindung der ventralen mit der

dorsalen kinetischen Kette für die Absenkung der Mandibel her. Das Suboperculare ist ventrad zu einem langen, spitzen Ende ausgezogen. Trotzdem bleibt, im Vergleich zu anderen Teleostiern, ein sehr großer Raum zwischen den proximalen Enden des Interoperculare und des Suboperculare frei. Caudad-dorsad ist das Suboperculare wie ein Schwalbenschwanz gegabelt. Damit umfaßt es den ventralen Teil des Operculare. Dieses hat die gleiche Form und Lage wie bei *Anarrhichas*, nur ist sein Eigelenk mit dem Processus opercularis des Hyomandibulare mehr mediad gelegen.

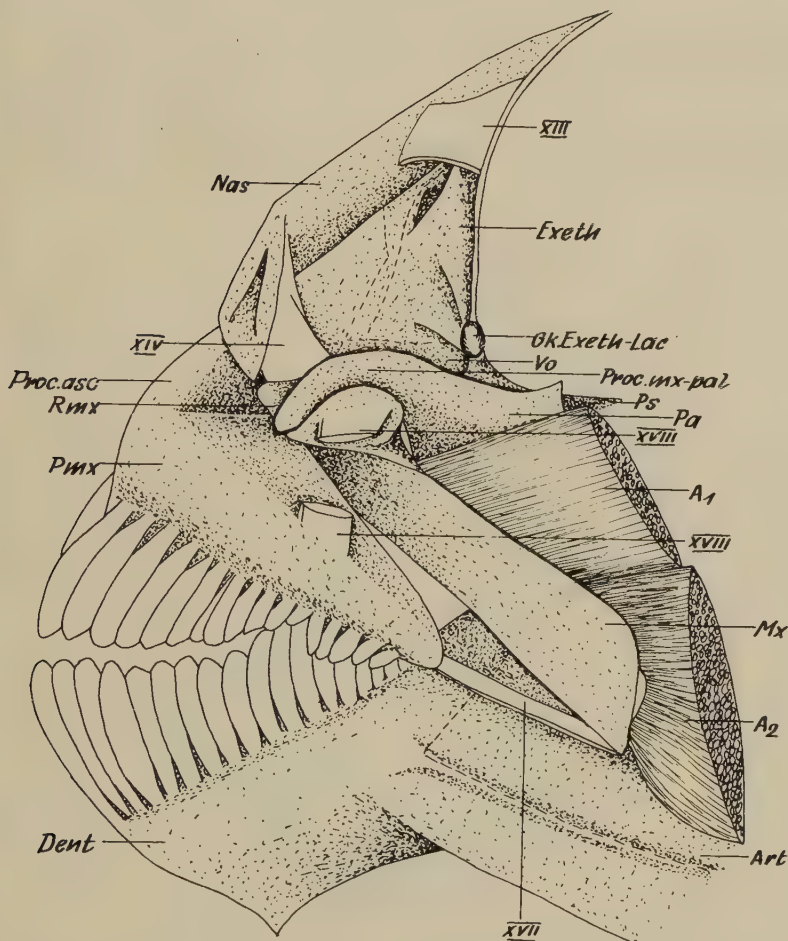


Abb. 29. *Blennius gattorugine*; die Spitze der Kiefer; von der Seite; entfernt ist der Circumorbitalring.

Die Bezahnung (Abb. 29)

Die Bezahnung der drei untersuchten Blenniiden zeigt keine prinzipiellen Unterschiede. Alle drei Blenniiden besitzen eine Reihe von Schneidezähnen auf den Praemaxillaria und den Dentalia. Auf jedem Praemaxillare und jedem Dentale stehen etwa 15—20 dieser Zähnen, deren Größe 3 mm nicht überschreitet. Die Spitzen der Schneidezähne sind ein wenig caudad gebogen. Die Schneiden der Zähne des Oberkiefers und des Unterkiefers stehen aber trotzdem aufeinander. Von Vorteil ist, daß die seitlichen schmalen Kanten der Schneidezähne unmittelbar aneinander stoßen, so daß sich die proximalen Zähne gegenseitig stützen können. Die Basis der Zähne auf ihren Knochenelementen ist nur schmal. Von vorn gesehen ist die Basis eine in einer Sagittalebene stehende schmale Linie. Die Schneidekanten der Zähne dagegen sind breit. An der Berührungslinie zweier Schneidekanten besteht jeweils eine kleine Kerbe in der sonst einheitlichen Schneidekante des Ober- und Unterkiefers. Diese Kerbe kann aber nicht mit den Kerben des sägeähnlichen Haifischgebisses verglichen werden. Insgesamt gesehen macht die Bezahnung der Blenniidenkiefer den Eindruck eines Abbeißegebisses, das jedoch noch nicht die volle Leistungstüchtigkeit auf Grund des noch nicht vollkommenen Baues seiner einzelnen Zähne erreicht hat. Leistungsfähiger für das Abbeißen wäre sicher eine einheitliche Reihe von Zähnen, die eine lückenlose Schneidekante bilden, so, wie das bei den *Plectognathen* zu beobachten ist. Auch der Bau der Kieferelemente zeigt (vgl. S. 422), daß die volle Leistungsfähigkeit dieses Gebisses noch nicht oder nicht mehr erreicht wird. Darauf deuten auch Aquarienbeobachtungen hin. *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* sind nicht in der Lage, die derben Ränder eines Patellafußes zu zerbeißen oder zu durchbeißen. Das Gebiß dieser beiden Blenniiden ist mehr zum Knabbern geeignet, wie sich auch mehrfach im Meer beobachten ließ. Ich konnte mehrfach sehen, wie diese beiden Arten sessile Würmer anbissen und durch Ziehen und erneutes Zubeißen die Beute überwinden oder Stücke abrissen. *Blennius ocellatus* ist der beißtüchtigste der drei Blenniiden und zwar nicht wegen seiner besonderen Bezahnung, sondern wegen Eigentümlichkeiten im Bau des Widerlagers seiner Kiefer (vgl. 363 f.). *Blennius ocellatus* und auch *Blennius sanguinolentus* besitzen an den caudalen Enden der Zahnreihen des Ober- und Unterkiefers je einen dolchartigen, stark caudad gebogenen, großen Fangzahn. Sicher dient er zum Festhalten größerer

pelagischer Beute (Garnelen, die sich in den Mägen aller drei Blenniiden auch fanden). Das unterstützt offenbar die hier vertretene Ansicht, daß die drei untersuchten Blenniiden nicht einseitig auf das Abbeißen sessiler Nahrung beschränkt sind.

b) Myologie

Die Muskulatur der Kiefer und des Suspensoriums (Abb. 29, 30, 31, 32, 33: A_1 , A_2 , A_3)

Der *M. adductor mandibulae*

Bei allen drei Blenniiden sind die extramandibularen Portionen A_1 , A_2 und A_3 vorhanden. Die intramandibuläre Portion $A\omega$ hat, ähnlich der des *Anarrhichas lupus*, eine spezielle Ausbildung erfahren. Die tieferen Lagen der extramandibularen Portionen gehen

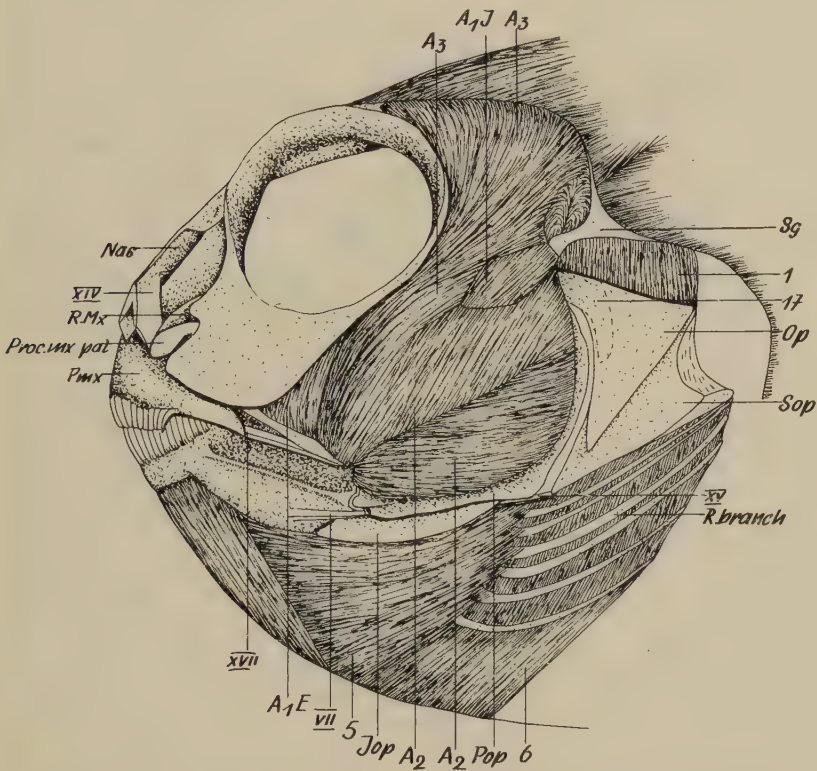


Abb. 30. *Blennius sanguinolentus*; die Muskulatur des Schädels von der Seite.

an einer bestimmten Stelle ineinander über. Die Länge der Übergänge bzw. Kontaktstellen variiert innerhalb der Arten und innerhalb der Individuen einer Art. Bei keinem der Blenniiden ist eine der Portionen am Circumorbitalring festgewachsen.

Von der Portion A_1 sind nach dem Abtragen der Außenhaut nur zwei kleine Partien zu sehen, das „Muskelinselchen“ (Abb. 30, 31, 32, 33: A_1 J.) (Dietz 1921) und ein „Eckchen“ (Abb. 30, 31, 33: A_1 E.), welches unter dem Circumorbitalring hervorschaut und am Maxillare inseriert. Das „Muskelinselchen“ ist am größten bei *Blennius sanguinolentus*. Es ist der am weitesten dorsad geschobene Ursprung der Portion A_1 . Das „Inselchen“ entspringt von der Crista des Hyomandibulare und dehnt seinen Ursprung auf den ventralen Teil des Hyomandibulare, das Metapterygoid, das Symplecticum und die dorsale Zone des Quadratum aus. Die der Orbita nahen Teile nehmen ihren Ursprung sogar vom

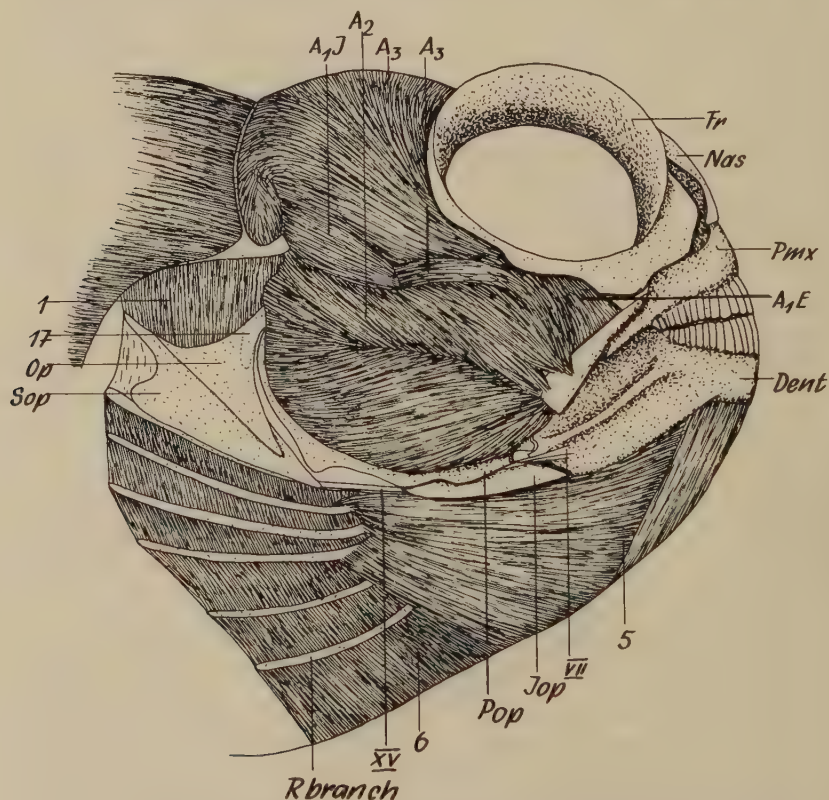


Abb. 31. *Blennius ocellatus*; die Muskulatur des Schädels; von der Seite.

Parasphenoid (den dorsad divergierenden Lamellen seines dorsalen Astes) und dem Alisphenoid. Infolge ihrer Lage ist vom „Muskelinselnchen“ an die Portion A_1 nach ventrad zunächst wie ein sehr langgestreckter Keil zwischen die Portionen A_2 und A_3 des M. adductor mandibulae eingeschoben. Die rostrad weisende Wand dieses Keiles fällt mediad ab zu den tiefen Lagen der Portion A_1 . Diese werden dorsal vollständig von der Portion A_3 und dem M. levator arcus palatini und ventral von der Portion A_2 bedeckt. Nahe der Orbita und dem Maxillare treten die tiefen Lagen der Portion A_1 wieder aus der Tiefe hervor nach außen. Sie inserieren fast ausschließlich auf der Innenseite des Maxillare bis weit nach vorn an dessen rostralen Ende. Am weitesten rostrad reicht die Portion A_1 bei *Blennius sanguinolentus*. Nur caudad ist das „Eckchen“ von außen her sichtbar, alle weiter rostrad davon gelegenen Teile sind vom Lacrimale bedeckt. Nahe dem Processus coronoideus gehen einige Fasern der Portion A_1 in eine den Portionen A_2 und A_3 gemeinsame Sehne *tc* (*tendo communis*) über. Eine zweite, ebenso kleine Fasergruppe, inseriert am Processus coronoideus der Mandibel. Zuvor vereinigt sie sich mit dem Teil der Portion A_2 , der am Processus coronoideus und auf der lateral davor gelegenen Fläche der Mandibel inseriert.

Die Portion A_2 ist der größte äußerlich sichtbare Teil des M. adductor mandibulae. Ihre Ursprungsfläche sind alle Knochenelemente des Suspensoriums, die caudad von der Insertion des M. levator arcus palatini liegen: Das Hyomandibulare, das Praeoperculare, das Metapterygoid, der dorsale Teil des Symplecticums, das Quadratum und das Bindegewebe, welches die Knochenspalte zwischen dem Praeoperculare, dem Hyomandibulare und dem Symplecticum schließt. Die Portion A_2 hat sich gewaltig rostrad ausgedehnt bis an den Circumorbitalring. Bei allen drei Blenniiden ist bereits eine dorsale und eine ventrale Hälfte zu unterscheiden. Zwischen beiden Teilen befindet sich eine schräg zur Horizontalen orientierte Sehne A_{2t} , die in der Tiefe immer derber und kräftiger wird. Einige oberflächliche Fasern des dorsalen Teiles inserieren an der Mandibel, caudad vom „Eckchen“ der Portion A_1 . Die Masse der tiefen Muskelfasern der Portion A_2 inseriert auf der caudalen Außenseite der Mandibel unterhalb des Processus coronoideus. Die noch tiefer als die Mandibelkante gelegenen Fasern der Portion A_2 , besonders ihres dorsalen Teiles, vereinigen sich mit einer breiten, mächtigen Sehne der Portion A_3 , die weiter ventrad zur allgemeinen Sehne *tc*

der extramandibularen Portionen des *M. adductor mandibulae* wird und in der Mandibel ansitzt. Etwa in Höhe des Metapterygoid und des Symplecticum nimmt der dorsale Teil der Portion A_2 in der Tiefe Fasern vom Keil des „Muskelselchens“ auf.

In der Zeichnung von Dietz (1921; Abb. 35, S. 147) von *Blennius ocellatus* ist der Faserverlauf so gezeichnet, daß die Portion A_3 in breiter Front zum Maxillare zieht und dort inseriert. Daraus geht hervor, daß Dietz die dorsale Hälfte der Portion A_2 als einen Teil der Portion A_3 ansieht. Die Sehne A_2 wird von ihm als trennende Grenze zwischen den Portionen A_2 und A_3 angesehen. Ich konnte jedoch bei allen drei Blenniiden die trennende Linie zwischen beiden Portionen nur weiter dorsal feststellen, so, wie ich sie in meinen Zeichnungen angegeben habe. Hier ließen sich auch mühelos beide Portionen voneinander abheben. Hier waren ihre Fasern nicht verbunden, während das bei den beiden Portionen, der dorsalen und der ventralen, der Portion A_2 der Fall war. Die Fasern dieser Portion laufen alle zur Sehne A_2 hin und verwachsen mit ihr. Hier ist nur eine gewaltsame Trennung möglich, aber keine natürliche. Es wäre ja auch höchst sonderbar, wenn ein Muskel, in zwei locker aufeinander liegende Teile getrennt, hinab zur Mandibel zieht. Und das wäre der Fall, wenn die von Dietz gegebene Deutung beibehalten würde, ohne Rücksicht auf die hier vorgelegten Befunde.

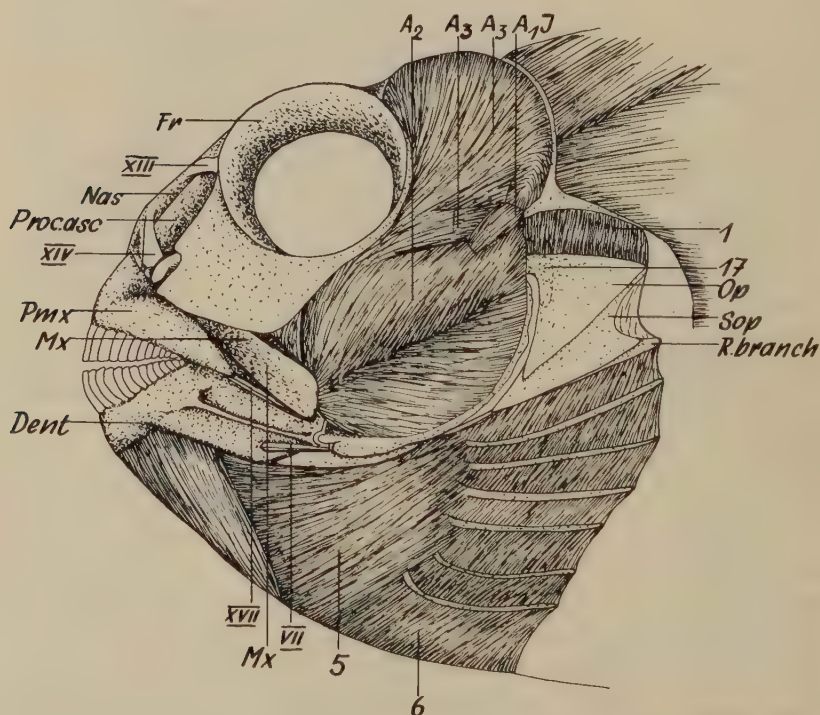


Abb. 32. *Blennius gattorugine*; die Muskulatur des Schädels; von der Seite.

Die Portion A_3 benutzt als Ursprungsfläche die lateralen Processus des Frontale, die mediale und die beiden lateralen Knochenkämme des Schädeldaches. Bei *Blennius ocellatus* zieht die Ursprungsfläche dieser Portion weit rostrad hinauf auf den lateralen, konvex gewölbten Processus des Frontale. Dadurch wird der gleiche Effekt der Oberflächenvergrößerung erreicht wie bei *Anarrhichas*. Die Knochenelemente, die als Ursprung dienen, sind das Frontale, die Parietalia, teils das Supraoccipitale (bei *Blennius sanguinolentus*), die Pterotica und die Epiotica. Die Fasern ziehen fächerartig von caudad und dorsad rostrad und ventrad zum Circumorbitalring. Hier vereinigen sich einige oberflächliche Fasern mit denen der Portion A_2 . Die Masse der Fasern der Portion A_3 steigt jedoch zunächst, zu einem breiten Bündel vereint, zur Innenseite der Mandibel hinab. In der Nähe des Processus coronoideus der Mandibel wird das Bündel schmaler und endet in einer breiten Sehne, welche weiter ventrad die Restbestandteile der Portionen A_1 und A_2 aufnimmt, und als Sehne *tc* auf der Innenseite der Mandibel inseriert. Muskelfasern, wie bei *Anarrhichas lupus*, ziehen nicht mit in die Mandibel. Die Blenniiden haben also keinen „intramandibularen Teil“ ihrer extramandibularen Portionen des *M. adductor mandibulae*. Nur bei *Blennius ocellatus* reichen einige wenige Fasern weiter ventrad als bei *Blennius gattorugine* und bei *Blennius sanguinolentus*.

Funktion:

Der *M. adductor mandibulae* hebt die Mandibel und schließt das Maul. Er wirkt direkt oder auch indirekt auf die Mandibel ein. Im direkten Kontakt mit der Mandibel stehen die Portionen A_2 und die Portion A_3 mittels der Sehne *tc* und die dieser angeschlossenen kleinen Reste von A_1 . Die Adduktion der Mandibel an den Oberkiefer erfolgt indirekt durch die Kontraktion der Portion A_1 , die zum überwiegenden Teil am Maxillare inseriert. Da dieses durch das Lig. mandibulo-maxillare anterius mit dem Processus coronoideus verbunden ist, zieht es diesen Processus und damit die Mandibel dorsad.

Die intramandibuläre Portion $A\omega$ des *M. adductor mandibulae* (*M. quadrato-mandibularis*, Lubosch 1914)

Auf der Innenseite der Mandibel befindet sich bei allen drei Blenniiden ein Muskel, der deutlich von der Sehne *tc* der extra-

mandibularen Portion des *M. adductor mandibulae* abgesetzt ist. Dieser Muskel entspringt fächerförmig vom dorsalen und ventralen Ast des caudalen Dentale. Zur Mediane hin grenzt ihn eine Faszie, die rostral noch recht zart und dünn ist, gegen den Mundhöhlenboden ab. Caudad verjüngt sich die Faszie zu einer relativ breiten, langen Sehne, die dorsad bis zum Metapterygoid zieht. Diese Sehne ist die breiteste und längste des Schädels der Blenniiden. In die Portion *A_ω* des *M. adductor mandibulae* schiebt sich von oben her die Sehne *tc* der extramandibularen Portion des *M. adductor mandibulae* hinein. Sie unterteilt den Muskel — als solchen möchte ich die Portion *A_ω* bezeichnen, da sie hier weitgehend unabhängig von den extramandibularen Portionen des *M. adductor mandibulae* ist — in zwei Hälften, eine rostrale und eine caudale. Die rostrale Hälfte des Muskels schickt Fasern sowohl zur Sehne *tc*, als auch zur Faszie der Portion *A_ω*. Die caudale Hälfte des Muskels führt ihre Fasern

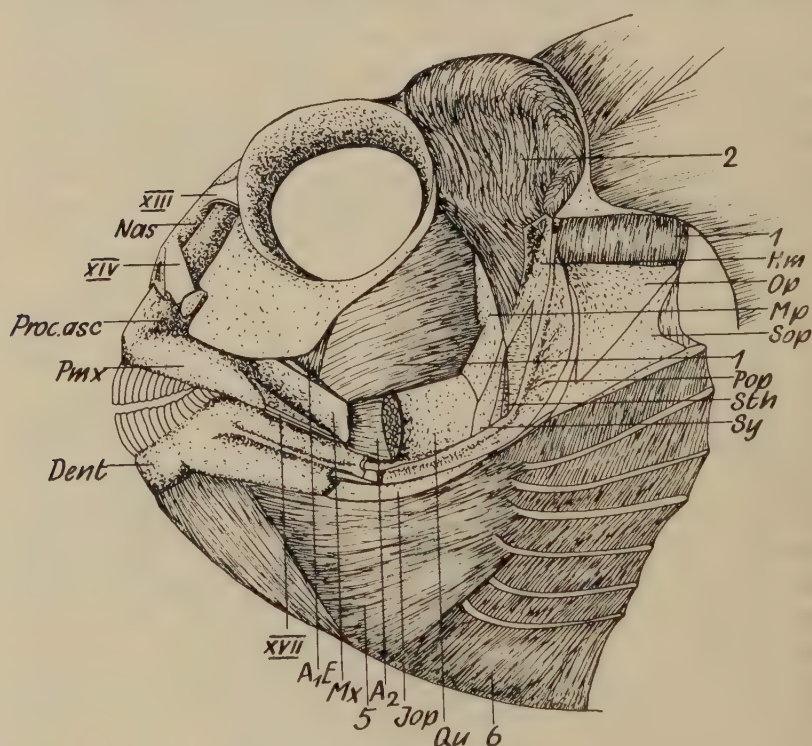


Abb. 33. *Blennius gattorugine*; die tiefen Lagen der Muskulatur des Schädels; von der Seite; entfernt sind die Portionen *A₃* und *A₂* des *M. adductor mandibulae*.

vorwiegend zur Faszie. Dieses Verhalten der beiden Teile des Muskels bzw. der Portion A ω ist sicher ein Zeichen dafür, daß es sich hier um genetisch junge, noch recht plastische Entwicklungszustände der Muskulatur auf der Innenseite der Mandibel handelt. In diesem Verhalten der Portion A ω des M. adductor mandibulae, die weitgehend unabhängig geworden ist von den extramandibularen Portionen dieses Adduktionsmuskels der Mandibel, gleichen die drei Blenniiden den Anarrhichadidae. In funktioneller Hinsicht liegt aber doch ein Unterschied vor. Der Muskel A ω wirkt bei den Blenniiden nur als innerer Adduktor, zieht nicht gleichzeitig, wie bei *Anarrhichas*, die Mandibeläste mit den Zahnkanten mediad.

An dieser Stelle sei auch auf die beiden entgegengesetzten Deutungen der Genese dieses Muskels hingewiesen (Dietz 1921 und Lubosch 1938). Dietz nimmt an, daß sich einige Muskelfasern der intramandibularen Portion A ω des M. adductor mandibulae einer kurzen Sehne angeschlossen haben, die von dieser Portion aus sich am ventralen Teil des Quadratum anheftet. Nach Lubosch ist diese Sehne bei allen Teleostiern vorhanden. Das Verhalten des umstrittenen Muskels bei *Blennius* und *Anarrhichas* ist nach Dietz ein Zwischenzustand auf dem Wege zur Ausbildung eines Muskels, der ohne Sehne direkt innen am Quadratum ansitzt. Solch einen Muskel beschrieb Lubosch 1914 zum ersten Mal als M. quadrato-mandibularis bei *Scarichthys*. In der entsprechenden Abbildung sitzt der Muskel direkt, ohne Sehne, am Quadratum. Lubosch faßt ihn, infolge seiner Lage als Repräsentanten eines Muskels des Mandibularbogens auf, der einem M. adductor arcuum branchialium homodynam ist. Die schnigge Verbindung des Muskels mit dem Suspensorium bei *Blennius* und bei *Anarrhichas* — die Arbeit von Dietz war Lubosch bekannt — deutet er als Rudiment eines dem M. adductor arcuum branchialium homodynamen Muskels. Allerdings fußte Lubosch auf den — meiner Meinung nach ungenauen — Beschreibungen dieses Muskels sowohl bei *Anarrhichas* als auch bei *Blennius*.

Den Arbeiten von Dietz und Lubosch lag eine vergleichend-anatomische Fragestellung zugrunde. Infolge der funktionellen Betrachtungsweise der morphologischen Befunde in dieser Arbeit, neigte ich zu der Auffassung von Dietz, die besagt, daß der umstrittene Muskel durch Übergang einzelner Fasern der intramandibularen Portion A ω des M. adductor mandibulae auf eine Sehne, die am Quadratum inserierte, entstanden, also phylogenetisch jung ist. Ich fasse die diesbezüglichen Verhältnisse des Muskels bei den Blenniiden als Praeadaptation der funktionell-anatomischen Gegebenheiten von *Anarrhichas* auf und als eine Adaptation an die erhöhten Anforderungen für die Beißmuskulatur der Blenniiden. Denn zweifellos ist auch für die beißtätigen Blenniiden eine zusätzliche Adduktionsmuskulatur der Mandibel vorteilhaft. Tatsächlich fungiert bei ihnen dieser Muskel als akzessorischer Beißmuskel, obgleich er im Vergleich zu den Anarrhichadidae nicht so mächtig entwickelt ist. Das ist jedoch nicht verwunderlich, denn zum Abbeißen der doch viel weicheeren Nahrung der Blenniiden ist keine so große Kraftentfaltung der Adduktionsmuskulatur des Unterkiefers nötig. Bei *Anarrhichas* ist der Muskel auch relativ umfangreicher als bei den Blenniiden, leistungsfähiger und spezialisierter (vgl. S. 319 f.). Der Muskel ist also, bei *Blennius* und *Scarichthys*, ein akzessorischer Beißmuskel und bei *Anarrhichas* ein die Quetschleistung steigernder innerer

Adduktor. Sicher würden weitere Untersuchungen über Fische mit besonders beißtüchtigen Kiefern (die Korallenweidegänger aus den verschiedensten Familien), bei denen solch ein akzessorischer Adduktor vorteilhaft ist, eine eindeutige Entscheidung dieser Frage ermöglichen.

Der *M. intermandibularis*

Dieser Muskel ist seiner Position nach normal ausgebildet. Er liegt zwischen dem ventralen und dem dorsalen Anteil des *M. protractor hyoidei* und verbindet die beiden Mandibeläste rostrad auf der Innenseite. Wenn er sich kontrahiert, nähert er die beiden Mandibeläste einander.

Der *M. levator arcus palatini* (Abb. 33: 2)

Der Muskel ist bei allen drei Blenniiden außerordentlich groß. Er umfaßt ein riesiges Ursprungsgebiet, welches viel ausgedehnter ist als bei *Anarrhichas*. Der Muskel entspringt von den von Knochenkämmen umgebenen Seitenflächen des Schädeldaches, die vom lateralen Processus des Frontale bis zu den Epitotica reichen. Ventrad steigt sein Ursprungsgebiet hinab zu der laterad hervorspringenden Kante des Neurocraniums zwischen dem Cranio-Hyomandibulargelenk und dem lateralen Processus des Frontale. Einige Fasern entspringen sogar noch weiter ventral, vom obersten Teil des Alisphenoids, bzw. bei *Blennius ocellatus*, dem untersten Teil des Frontale. Der Muskel inseriert am Hyomandibulare und dem Metapterygoid. Dorsal liegt dem Muskel die Portion A_3 und ventral die Portion A_2 des *M. adductor mandibulae* auf. Mit seiner Insertion am Metapterygoid schiebt er sich zwischen den tiefen Teil der Portion A_1 des *M. adductor mandibulae* und das „Muskelinselchen“, bedeckt also seinerseits teilweise die Portion A_1 .

Funktion:

Der Muskel hebt das Suspensorium an. Die Teile des Muskels, die auf dem oberen Teil des Hyomandibulare inserieren, dilatieren das Suspensorium am stärksten, d. h. soweit die das Cranio-Hyomandibulargelenk begrenzenden Processus des Pteroticums solche Exkursionen des Suspensoriums überhaupt gestatten.

Der *M. dilatator operculi*

Der *M. dilatator operculi* entspringt von einer unterhalb der lateralen Kante des Schädeldaches gelegenen Fläche, vom Frontale, dem Apisphenoid und dem Paraesphenoid. Er zieht ein wenig unter und an dieser Kante entlang caudad. Über dem Cranio-Hyomandibulargelenk wird er sehr schmal und zwängt sich zwischen der dorsalen Spitze des Praeoperculare und dem caudad über das Cranio-

Hyomandibulargelenk hinaus verlängerten Teil des Hyomandibulare hindurch zum Processus hyomandibularis des Operculare. An dessen dorsaler und medialer, dem Gelenk vom Operculare und dem Hyomandibulare procimaler Kante inseriert er. Bei *Blennius gattorugine* entspringt und liegt der Muskel in einer Knochenrinne, die das Sphenoticum bildet (Abb. 35 E). Der Muskel wird vollständig vom M. levator arcus palatini bedeckt.

Mit diesen Angaben weiche ich vollständig von Dietz (1921) ab, der den M. dilatator operculi bei *Blennius ocellatus* rostrad, dicht neben dem M. levator operculi einzeichnet und in dieser Position beschreibt. Während der Untersuchung von insgesamt 17 Blenniiden habe ich bei keinem einzigen die Angaben von Dietz bestätigt gefunden. Dietz behauptet, der M. dilatator operculi entspringt vom Hyomandibulare. Dann müßte der Muskel außen über das Praeoperculare ziehen. Das ist äußerst unwahrscheinlich. Der von Dietz beschriebene M. dilatator operculi ist der rostrale Anteil des M. levator operculi, der, genau so wie bei *Anarrhichas*, teilweise bis auf die Außenseite des Operculare vorfaßt. Bei *Blennius ocellatus*, von denen Dietz zwei Exemplare untersuchte, greift der M. levator operculi besonders weit ventrad auf der Außenseite des Operculare. Bei *Blennius gattorugine* und bei *Blennius sanguinolentus* ist das jedoch nicht der Fall, so daß Dietz beim Studium dieser Objekte jener Irrtum wohl nicht unterlaufen wäre.

Funktion:

Der Muskel spreizt das Operculare, zieht dessen caudalen Rand und Hautsaum vom Schultergürtel ab. Er erweitert damit die postbranchiale Atmungskammer.

Der M. adductor arcus palatini

Das Ursprungsgebiet des Muskels liegt laterad am gekielten Teil des Vomer und des Parasphenoids. Es erstreckt sich von der rostralen Spitze des gekielten Stielchen des Vomer entlang am Parasphenoid caudad bis zum Basioccipitale. Dorsad begrenzen die lateralen Leisten des Parasphenoids, von deren Ventralseite er ebenfalls entspringt, das Ursprungsgebiet ab. Die Fasern des Muskels ziehen zum Palatin, dem Entopterygoid und dem Metapterygoid. Darin gleicht der Muskel dem von *Anarrhichas*. Die Infraorbitalspalte ist durch ihn vollständig geschlossen. Es fehlt bei den Blenniiden die derbe Gaumenhaut, die *Anarrhichas lupus* auszeichnet. Die größte Breitenausdehnung hat der Muskel caudal, an der Grenze zu den Kiemenbögen.

Funktion:

Der Muskel adduziert das Suspensorium.

Der *M. adductor hyomandibularis*

Der *M. adductor hyomandibularis* entspringt dicht unter dem Cranio-Hyomandibulargelenk, zwischen dem „Säulchen“ des Prooticum und der kurzen, ventrad ziehenden Crista des Pteroticums, die in die Crista des Opisthoticums übergeht. Die Fasern des Muskels sind ein wenig schräg rostrad gerichtet. Sie inserieren an der Innenseite des Hyomandibulare, ebenfalls dicht am Cranio-Hyomandibulargelenk. Der Muskel ist transversal gestellt und sehr kurz, wesentlich kürzer als der *M. adductor operculi*, der sich caudad anschließt.

Funktion:

Der Muskel adduziert des Hyomandibulare, unterstützt den *M. adductor arcus palatini*.

Der *M. adductor operculi*: (Abb. 30, 31, 32, 33: 17)

Dieser Muskel ist nicht, wie bei den meisten Teleostiern, ein kurzer, quer gestellter Muskel, sondern bei den Blenniiden ein relativ langer, von der Seitenwand des Neurocraniums aus schräg ventrad ziehender Muskel. Er entspringt vom Pteroticum und Opisthoticum, besonders von dessen Leiste und inseriert am rostralen Teil des Operculare. Dort reicht sein Insertionsgebiet bei allen drei Blenniiden relativ weit ventrad.

Funktion:

Der Muskel adduziert den Kiemendeckel. Bei den Blenniiden findet diese Adduktion des Kiemendeckels wesentlich häufiger pro Zeiteinheit statt, als bei den Anarrhichadidae. Die Blenniiden sind außerordentlich „neugierig“ und sehr agil. Vielleicht hängt mit dieser Lebensweise und der kleinen Gestalt der Fische die relative Größe des *M. adductor operculi* zusammen, so daß durch die gesteigerte Kinetik des Kiemendeckelapparates der erhöhte Sauerstoffbedarf gedeckt wird. Diese Kinetik findet unabhängig von der Kinetik der Suspensorien statt. Die Suspensorien sind während der äußerst lebhaften Bewegung des Kiemendeckelapparates in Ruhe.

Der *M. levator operculi* (Abb. 30, 31, 32, 33: 1)

Der Muskel entspringt vom Pteroticum, dem Epioticum, vom Posttemporale und dem Supracleithrum. Er heftet sich auf der dor-

salen Innen- und Außenseite des Operculare fest, und zwar dicht hinter dem Insertionsgebiet des *M. dilatator operculi*. Bei *Blennius ocellatus* reicht sein Insertionsgebiet besonders weit ventrad.

Funktion:

Der Muskel hebt den Kiemendeckel dorsad, wobei das Operculare um sein Eigelenk mit dem Hyomandibulare sich dreht. Der Muskel ist das Anfangsglied der dorsalen kinetischen Kette (vgl. S. 345), die den Unterkiefer absenkt.

Der *M. protractor hyodei* (Abb. 30, 31, 32, 33: 5)

Der *M. protractor hyodei* ist bei allen drei Blenniiden zu einem großflächigen Muskel geworden. Die sonst sehr häufig bei den Teleostiern anzutreffende Portion, die vom Unterkiefer zu den Hyalia und zwar zum dorsalen und caudalen Teil der Hyalspange, zieht, ist als im Innern des Mundbodens gelegener Teil vorhanden. Außerdem besitzt der *M. protractor hyodei* bei den Blenniiden aber noch eine unmittelbar an der ventralen Haut des Mundbodens gelegene großflächige Schicht, die sich von der Spitze der Mandibel bis zum *M. hyo-hyoideus* ausbreitet. Die Fasern dieser Schicht laufen von beiden Seiten her in der Mediane zusammen. Es ist ein mehr mandibularer Teil und ein mehr hyoidaler Teil vorhanden. Beide Teile bedecken den weiter im Inneren des Mundhöhlenbodens gelegenen „normalen“ *M. protractor hyodei*.

Funktion:

Der Muskel adduziert bei geschlossenem Maul die Hyalgabel. Außerdem wirkt er bei den Blenniiden mit bei der Übertragung des caudad gerichteten Zuges des *M. sterno-hyoideus* auf die Hyalgabel. Er beteiligt sich — da er auf Grund seiner speziellen Ausbildung bei den Blenniiden leicht als Ligament zwischen der Hyalgabel und der Mandibel wirkt — auch in größerem Maße als der „normale“ *M. protractor hyodei* an der Öffnung des Maules. Außerdem steht die ungewöhnliche Ausbildung dieses Muskels sicher in einem funktionellen Zusammenhang mit der besonderen Leistung der postbranchialen Atmungskammer der drei Blenniiden (vgl. S. 401). Die Besonderheiten der Atmungstechnik dieser Fische werden hier nicht untersucht, da diese Frage über den Rahmen einer funktionellen Analyse der Quetsch- und Beißmechanismen hinaus führt.

Der M. sterno-hyoideus

Dieser Muskel besteht aus drei Zügen, einem ventralen, einem lateralen und einem medialen. Der ventrale Muskelzug ist der schmalste und kürzeste. Er entspringt von der rostralen Spitze des den Cleithralia beider Seiten gemeinsamen Kieles, läuft rostrad und vereint sich in der Mitte zwischen dem Urohyale und den Cleithralia mit dem lateralen Muskelzug, mit dem er an den Seiten des Urohyale inseriert. Der laterale Faserzug ist der längste und mächtigste. Er entspringt aus der hypaxonischen Bauchmuskulatur, zieht dem primären Schultergürtel anliegend rostrad und inseriert mit dem medialen Faserzug am Urohyale. Der mediale Muskelzug ist ebenfalls paarig. Er entspringt von den rostrad orientierten Flächen der unteren Hälfte der Cleithralia und zieht ebenfalls nach vorn, wobei er sich mit den ersten beiden Muskelzügen vereint und an den Seitenflächen des Urohyale inseriert.

Funktion:

Der Muskel retrahiert die Hyalspange und öffnet das Maul. Er ist das Anfangsglied der ventralen kinetischen Kette, die den Unterkiefer absenkt.

c) Der Kiefermechanismus der untersuchten drei Blenniiden

Bei der Analyse des Kiefermechanismus der drei Blenniiden soll in gleicher Weise verfahren werden, wie bei *Anarrhichas lupus*: Das Öffnen des Maules, verbunden mit dem Zubeißen der Kieferelemente und, soweit ein Beißdruck auftritt, dessen Ableitung aus der Oberkieferregion. Manche Phasen werden etwas kurz gefaßt zugunsten derjenigen, in denen die untersuchten Blenniiden neue, ihnen eigentümliche Besonderheiten entwickelt haben.

Die Teleostier öffnen das Maul über zwei kinetische Ketten, die dorsal und ventral an den Seiten des Schädels sich befinden. Auch bei den Blenniiden erfolgt das Öffnen des Maules über diese beiden kinetischen Ketten, die die Mandibel absenken. Beide kinetischen Ketten werden sowohl für die Atmung, als auch den Nahrungserwerb benutzt. Mit beiden Funktionen ist gewöhnlich die seitliche Erweiterung der Mundhöhle verbunden, die von der ventralen

kinetischen Kette mit bewirkt wird¹. Am Quetschmechanismus des *Anarrhichas lupus* wurde dargelegt, daß die Hyalspangen dem über das Urohyale auf sie einwirkenden Caudad-Schub des M. sternohyoideus in der „ventralen kinetischen Kette“ für die Absenkung der Mandibel nur so weit folgen können, wie das Stylhyale diese Bewegung gestattet (vgl. S. 345). Ist die darin liegende Begrenzung für jene Bewegung erreicht, wird die Hyalgabel laterad gespreizt, und die Epihyalia drücken zusammen mit den Stylhyalia, denen die Praeopercularia aufliegen, die Suspensorien laterad. Diese Dilatation unterstützt der bei allen drei Blenniiden recht umfangreiche M. levator arcus palatini. Seine ungewöhnliche Größe steht sicher im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Blenniiden als Abbeißertyp gewaltige Mm. adductores mandibulae haben, deren Masse und Gewicht die Splanchnokinetik behindern. Der bei der Dilatation der Suspensorien entstehende, rostrad gerichtete Schub am Palatin — dieses ist „normal“ angebändert an das Exethmoid und den Vomer und besitzt nicht die mächtigen Bindegewebsmassen als Befestigungsapparat am axialen Gaumen wie *Anarrhichas lupus* — der bei den maxillarkinetischen Teleostiern oft mit zur Ausstülpung der Praemaxillaria ausgenützt wird, ist bei den Blenniiden in der Articulatio ethmo-palatina, die als Gleitflächengelenk ausgebildet ist, ausgeglichen und in eine Bewegungsrichtung umgeleitet, die nicht auf die Praemaxillaria einwirkt. Denn der Processus maxillaria palatini, der am weitesten rostrad exponierte Teil des Suspensoriums, weist hier nicht, wie üblich, rostrad oder dorsad und rostrad, sondern in leichter Krümmung laterad. Diese Anordnung bewirkt, daß sich der Processus bei der Dilatation der Suspensorien nur dorsad und ventrad bewegt, und zwar in der Querrinne am rostralen Kopf des Maxillare, in der er artikuliert. Die laterale Spitze des Dorn senkt und hebt sich also nur und stülpt die Praemaxillaria nicht aus. Außerdem bedienen sich die Blenniiden ja ausgiebig des „Einschwemmechanismus“ (vgl. S. 278) als Mittel für den Nahrungserwerb, obwohl sie Abbeißer mit gut bezahnten Dentalia und Praemaxillaria sind. Dafür, für den Einschwemmechanismus, ist aber auch die Dilatation der Suspensorien vorteilhaft und bis zu

¹ Wenn der Fisch sich in sauerstoffreichem Wasser und in einem Zustand relativer Ruhe befindet, vermag er auch ausschließlich mit der Erweiterung und Verengung nur der postbrachialen opercularen Atmungskammer zu atmen. Diese Form der Atmung, die ausschließliche „Kiemendeckelatmung“, die ich sehr oft an den drei *Blennius*-Arten im Aquarium und im Meer, wenn ich tauchend diese Fische beobachtete, sehen konnte, scheint bei den untersuchten Blenniiden keine Ausnahme, sondern die Norm zu sein.

einem bestimmten Grade unerlässlich. Den hierfür notwendigen Sog, hervorgerufen durch eine jähe, möglichst große Erweiterung des Lumens der Mundhöhle, bewirkt der *M. levator arcus palatini* zusammen mit den *Musculi* der dorsalen und ventralen kinetischen Kette für die Abduktion der Mandibel.

Beim Absenken der Mandibel wird deren *Processus coronoideus* und damit gleichzeitig das caudale Ende des *Maxillare rostrad* und ventrad geführt, da das *Lig. mandibulo-maxillare anterius* diese Bewegung auf das *Maxillare* überträgt. Das rostrale Ende des *Maxillare* dreht sich dabei in seinen beiden Gelenken mit dem *Vomer* und dem *Praemaxillare*. Zwischen den caudalen Enden des *Maxillare* und des *Praemaxillare* ist genügend Spielraum vorhanden, so daß das rostrad und ventrad gezogene caudale Ende des *Maxillare* zunächst noch nicht an das *Praemaxillare* anstößt (Abb. 29). Geht die Bewegung des *Maxillare* endes rostrad und ventrad aber weiter, dann berühren sich beide Knochenelemente in voller Länge und das *Maxillare* wirkt als Hebel, der das *Praemaxillare rostrad* drückt, jedoch nicht ausstülpt. Das Ligament (Abb. 25, 29, 30, 32, 33: XIV) zwischen dem *Maxillare* und dem *Nasale* wird dabei gespannt und gibt den Zug an das *Nasale* und dessen übrige Bänder weiter. Da von der Gegenseite der gleiche Zug auf das *Nasale* einwirkt, werden die Bänder zwischen beiden *Nasalia* gespannt. Da diese Bänder rostrad um die *Processus ascendentes* der *Praemaxillaria* herumgreifen, drücken sie jetzt die *Processus ascendentes caudad* gegen deren Druck-Gleitfläche am *Mesethmoid*, verleihen den *Praemaxillaria* eine gewisse Festigkeit, vor allem deren *Processus ascendentes* an der Basis. Diese Bandapparat kompensiert also teilweise den Rostraddruck, den die *Maxillaria* bei extremer Öffnung des Maules auf die *Praemaxillaria* ausüben. Je stärker die *Maxillaria* die *Praemaxillaria rostrad* drücken, desto stärker spannen sie gleichzeitig den Bänderkomplex der *Nasalia*. Während bei diesen Vorgängen die Zahnreihe der *Praemaxillaria* schwach rostrad und dorsad gedreht wird, gleiten die Gelenkflächen der *Processus ascendentes* der *Praemaxillaria* am *Mesethmoid* ein wenig ventrad. Die „Rostraddrehung“ der *Praemaxillaria* bei den untersuchten drei *Blenniiden* ist jedoch keinesfalls mit dem Ausstülpen der *Praemaxillaria* bei den anderen *Teleostiern* zu vergleichen. Diese Drehung ist schwach und findet nur bei extremer Öffnung des Maules statt.

Das Schließen des Maules beginnt mit der Kontraktion des *M. adductor mandibulae*. Dadurch wird die Mandibel gehoben. Ihr *Processus coronoideus* kehrt wieder caudad und dorsad in seine ursprüngliche Lage zurück und mit ihm das caudale Ende des Maxillare, da es ja mittels des *Lig. mandibulo-maxillare anterius* an die Mandibel angebändert ist. Infolgedessen entsteht auch wieder der keilförmige Spalt zwischen den caudalen Enden von Maxillare und Praemaxillare. Ein Ligament (Abb. 29: XVII), welches beide Enden verbindet, zieht das Praemaxillare im caudalen Bereich dorsad. Ein mehr rostrad gelegenes Ligament (Abb. 29: XVIII), das von der caudalen Fläche des caudalen Randes der Gelenkrinne des Maxillare ausgeht und zum Praemaxillare zieht, hat die gleiche Wirkung. In dem Maße, wie das caudale Ende des Praemaxillare dorsad gezogen wird, rutscht die Gelenkfläche der *Processus ascendentes* der Praemaxillaria dorsad und drückt gegen das Mesethmoid.

Der Rückführung der Mandibel und der Maxillarelemente in ihre ursprüngliche Lage läuft das Anheben und Vorziehen der Hyalgabel durch den *M. protractor hyoidei* und damit die Adduktion der Suspensorien parallel. Deren Rückführung wird auch vom *M. adductor arcus palatini* und vom *M. adductor hyomandibularis* unterstützt. Führt nun weiterhin der Schließvorgang der Kiefer beim Nahrungserwerb zum Abbeißen von Nahrungsbrocken, wie es für diese *Blennius*-Arten so bezeichnend ist, dann pressen sich die Zähne der Praemaxillaria und der Dentalia fest aufeinander, der Fisch beißt zu. Hierin unterscheidet sich *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* von *Blennius ocellatus*, vor allem deswegen, weil sie zwar alle drei nahezu die gleiche Masse an Muskulatur und die gleiche Bezahnung haben, aber recht verschiedene Konstruktionen zur Erlangung druckresistenter Praemaxillaria.

Alle drei *Blenniiden* haben auf der Innenseite der Mandibel einen stark entwickelten intramandibularen Teil *A ω* des *M. adductor mandibulae*, der bei ihnen als zusätzlicher innerer Adduktor der Mandibel wirkt. Die bei *Anarrhichas lupus* beschriebene zweite Funktion, das Mediadziehen der Mandibeläste, fehlt. Denn das modifizierte Quadrato-Mandibulargelenk der untersuchten *Blennius*-Arten verhindert eine derartige Funktion des Muskels. Die lange Achse des Gelenks ist ein wenig zur Mediane hin geneigt. Das Gelenk gleicht mehr einem Walzengelenk als einem modifizierten Sattelgelenk. Eine geringe Luxation, die bei der Splanchnokinetik

unerläßlich ist (vgl. Petersen 1914), ist gewährleistet. Das Luxurieren des Gelenkes ist gegenüber einem echten Sattelgelenk und gegenüber den sonst an dieser Stelle bei den Teleostiern ausgebildeten Gelenken weitgehend eingeschränkt. Die recht eigenartig bei Teleostiern anmutende Form des Gelenkes, seine transversale Verlängerung, seine walzenähnliche Gestalt, seine Verstärkung mittels tragender und stützender Knochenerker, muß als Adaptation an das Abbeißen der Nahrung gedeutet werden. Während bei *Anarrhichas*, der solche Besonderheiten seines Quadrato-Mandibulargelenkes nicht zeigt, die Hauptkraft des M. adductor mandibulae in der Mitte der Mandibel zur Geltung kommt, im mächtig verbreiterten, mediad geneigten mittleren Teil der dorsalen Mandibelkante, die hier gegen den „Kiefer-Gaumen“ dieses Fisches drückt, wirkt bei den drei Blenniiden, die zum Typ des Abbeißers gehören, die Hauptkraft der Adduktionsmuskulatur der Mandibel auf deren rostrale Spitze ein. Das zeigt ganz deutlich die verschiedene Größe der Zähne und die Beschränkung der Bezahnung auf die Spitzen der Praemaxillaria und der Dentalia. Da bei *Anarrhichas* die Mandibel hauptsächlich mit ihrem mittleren Abschnitt, der unmittelbar dorsal von der Insertion ihrer Adduktionsmuskeln liegt, für die Quetschleistung beansprucht wird, entsteht hier keine besonders starke Belastung der Unterkiefergelenke. Anders bei den Blenniiden als Abbeißer: Da bei ihnen nur die Spitze der Mandibel den Beißdruck ausübt, ist ihr Kiefergelenk besonders druckbelastet. Denn es ist das caudale Widerlager der Mandibel, das den Gegendruck, der beim Beißen auf die Mandibel einwirkt, kompensieren muß. Die Gestalt der Zähne, die für das Zubeißen in Frage kommt, ist bei allen drei Blenniiden gleich. Unterschiede bestehen in der Quantität der verschiedenen Portionen des M. adductor mandibulae, deswegen, weil das Quadrato-Mandibulargelenk bei ihnen verschieden weit vorn liegt (vgl. S. 420 und Abb. 19 B), woraus sich eine verschieden große Ursprungsfläche des Muskels, besonders der Portion A₂, auf dem Kieferstiel ergibt. Die verschiedene Mächtigkeit des Muskels ist jedoch von untergeordneter Bedeutung für die Beißtüchtigkeit der drei Blenniiden. Von hervorragender Bedeutung ist dagegen die Ausbildung eines druckresistenten Oberkiefers und Widerlagers für diesen. Die Lösung dieses Problems ist es, welches die drei untersuchten Blenniiden voneinander stärker unterscheidet als irgend ein anderes Merkmal.

Blennius ocellatus besitzt starre, feste Processus ascendentes an den Praemaxillaria. Sie gehen ohne Knorpel, knöchern, mit breiter Basis, aus den Praemaxillaria hervor. Geht nun die weiter oben erwähnte Kontraktion des M. adductor mandibulae, die Adduktion der Mandibel, so weit, daß sich die Zahnreihen vom Ober- und vom Unterkiefer berühren, dann wird das Praemaxillare gegen das Lacrimale, also gegen den Circumorbitalring, und die Processus ascendentes werden gegen das Mesethmoid gedrückt. Die ventrale Kante des Circumorbitalringes steht genau auf dem Praemaxillare und nimmt einen erheblichen Teil des dorsad gerichteten Beißdruckes auf. Dessen Hauptanteil erhalten die beiden Ovale der Druck-Gleitfläche des Mesethmoid. Die Processus ascendentes der Praemaxillaria rutschen nicht dorsad über die Druck-Gleitfläche am Mesethmoid hinaus, weil die Flächen beider Ovale konkav gewölbt sind, so daß sich die Processus in diese Wölbung hineinstemmen können. Außerdem ist dorsad der Rand der Druck-Gleitfläche überhöht durch Wülste, die das Dorsadrutschen der Processus ascendentes der Praemaxillaria verhindern. Das Widerlager für einen auf die Praemaxillaria einwirkenden Beißdruck ist demnach bei *Blennius ocellatus* wirksamer und stärker konstruiert als bei *Anarrhichas*. Die Ableitung des Druckes erfolgt auf mehreren Wegen. Das weit caudad in das einheitliche Frontale eingekeilte Mesethmoid gibt den Druck an das Frontale weiter, und zwar an dessen dorsad gerichteten, steil gestellten rostralen Ast, der die Augen überdacht. Der Druck, den das Lacrimale aufnimmt, wird an die Exethmoidalia weitergeleitet und über den festen Circumorbitalring an den lateralen Processus des Frontale.

Blennius gattorugine und *Blennius sanguinolentus* haben weniger beißtüchtige Oberkiefer, und zwar wegen des Mangels druckresistenter Processus ascendentes der Praemaxillaria. Außerdem liegen ihre Praemaxillaria so, daß sie nicht mehr in solchem Ausmaß direkten Kontakt mit dem Lacrimale haben wie bei *Blennius ocellatus*. Die Lacrimalia überdecken zu einem großen Teil die Praemaxillaria, stehen also nicht mehr mit ihren Kanten auf denen der Praemaxillaria. Die Processus ascendentes sind hier keine Säulen mehr, sondern nur noch drucklabile Knochenlamellen. Außerdem ist ihre Befestigung an den Praemaxillaria recht locker (vgl. S. 374 f.). Die beiden Processus ascendentes der Praemaxillaria rutschen beim Zubeißen mit ihrer dorsal vereinigten Gelenkfläche am Mesethmoid dorsad und ragen dann ein wenig über die Druck-Gleit-

fläche des Mesethmoid hinaus. Von der ventralen Kante der gemeinsamen Gelenkfläche der beiden Processus ascendentes der Praemaxillaria zieht ein Ligament zu der dem Vomer proximalen Seite des Maxillaria. Gleiten nun die Processus ascendentes der Praemaxillaria dorsad, so wird dieses Band gespannt und zieht die Maxillaria ebenfalls dorsad. Die Praemaxillaria schieben sich mit samt den Maxillaria dorsad unter die laterad über sie hinweg reichenden Lacrimalia und Nasalia. Die Nasalia und der gesamte Circumorbitalring werden seitlich abgespreizt. Dabei spannen sich verschiedene Bänder (Abb. 29: XIII, XIV), die die Lacrimalia und Nasalia beider Seiten miteinander verbinden. Außerdem treten bei diesem Vorgang für *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* die Processus maxillares der Palatina als Widerlager der dorsad gleitenden Maxillaria, und also der mit diesen verbundenen Praemaxillaria auf; denn die sonst rostralen Processus der Palatina liegen bei diesen Fischen in dorsalen Querrinnen der rostralen Köpfe der Maxillaria. Gerade bei diesen beiden Blenniiden, die nur noch als dünne Knochenlamellen gebildete und schwach an den Praemaxillaria befestigte Processus ascendentes praemaxillares haben, sind die Processus maxillares der Palatina besonders groß. Ihre Palatina werden auf die geschilderte Weise stärker druckbelastet beim Zubeißen als die des *Blennius ocellatus*. Die Palatina von *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* sind zwar ihrerseits mittels der Articulationes ethmo-palatinae an den Exethmoidalia festgelegt, sie besitzen in diesen ein Widerlager, aber trotzdem macht ihre Befestigung und Lage im Suspensorium und am Neurocranium nicht den Eindruck eines besonders zuverlässigen Widerlagers für den hier auf den „neuen“ Oberkiefer entstehenden Beißdruck. Die Deutung dieser von denen des *Blennius ocellatus* so auffällig abweichenden und recht sonderbaren Verhältnisse in der Herstellung eines beißtüchtigen Oberkiefers macht Schwierigkeiten und soll weiter unten (vgl. S. 431) diskutiert werden.

Für den Nahrungserwerb bedienen sich die untersuchten Blenniiden aber auch ausgiebig der Technik des „Saugschnappens“ (von Wahlert 1961), des Einschwemmens von mundgerechten Nahrungsbrocken mit dem Atemwasserstrom, die dabei überhaupt nicht mehr mit den Kiefern ergriffen zu werden brauchen. Diese Technik des Nahrungserwerbes ist für die modernen Teleostier beinahe grundsätzlich kennzeichnend und bei ihnen allgemein verbreitet; sie haben die bei ihnen — gegenüber den Paläonisciformes — gestei-

gerte Splanchnokinetik dafür ausnutzen können, und sie haben im besonderen mit der Maxillarkinetik allgemein einen „Maxillarapparat“ entwickelt. Dieser Maxillarapparat mit der Entfaltung häutiger „Wangen“, die den Kieferwinkel des geöffneten Maules seitwärts schließen, ist für die Technik des „Saug schnappens“, des Einschwemmens von Nahrungsbrocken mit dem Atemwasserstrom, besonders wirksam (vgl. Günther 1953).

Solch ein maxillarkinetischer Apparat mit der Entfaltungsmöglichkeit von „Wangen“ fehlt aber den untersuchten Blennius-Arten. Sie sind für die Technik des „Saug schnappens“ ganz auf die für sie dann besonders notwendige, drastische und jähe Erweiterung der Mundhöhle angewiesen; und tatsächlich besitzen sie strukturelle Eigentümlichkeiten ihres Viscerocraniums, die nur im Sinne einer Steigerung der Geschwindigkeit und Plötzlichkeit zu deuten sind, mit der sie das Maul zu öffnen und die Mundhöhle zu erweitern vermögen. Die hierfür wichtigsten Funktionselemente sind wieder die dorsale und die ventrale kinetische Kette für die Abduktion der Mandibel. Wie bereits mehrfach angedeutet, ist der Komplex Interoperculare-Styhyale-Epihyale, über den beide kinetischen Ketten auf die Absenkung der Mandibel einwirken, bei den untersuchten Blenniiden auffällig modifiziert. Er reagiert ungemein leicht auf Zugbeanspruchung. Die Ausbildung und Stellung der beteiligten Elemente zueinander wurde bereits oben (vgl. S. 384 f.) geschildert, so daß dies sich hier erübrigt. Schon eine sehr geringe Retraktion des Interoperculare oder des Epiphyale führt hier aus mehreren Gründen zum sofortigen Öffnen des Maules.

Das Interoperculare ist syndesmotisch direkt, ohne Band, weit vorn an der ventralen Kante der Mandibel befestigt (Abb. 24, 25, 30). Da das Interoperculare unmittelbar und straff an der Mandibel ansitzt, fällt der sonst vorhandene Spielraum weg, der in einer „normalen“ Verbindung des Interoperculare mit der Mandibel durch ein Ligament enthalten ist. Solch ein Lig. mandibulo-interoperculare muß — wenn es vorhanden ist — erst gespannt werden, bevor es den Zug des Interoperculare auf die Mandibel überträgt. Die Retraktion des Interoperculare muß dabei einen bestimmten Grenzwert überschreiten, ehe sein Zug caudad zu einem Ergebnis, zum Absenken der Mandibel, führt. Bei den drei Blenniiden ist ein solcher „toter Gang“ des Interoperculare nicht gegeben, da es ganz eng und unmittelbar mit der Mandibel verbunden ist. Hierin unter-

scheiden sich die untersuchten Blenniiden von den Anarrhichadidae und den meisten Teleostiern.

Ein weiteres Moment, das das Absenken der Mandibel beschleunigt, ist die Position der Syndesmose zwischen dem Interoperculare und der Mandibel. Wäre deren feste Verbindung nicht so auffällig weit rostrad und an der am weitesten ventrad gelegenen Ecke der unteren Mandibelkante angebracht, sondern weiter caudad und dorsad, näher dem Quadrato-Mandibulargelenk, dann würde auf keinen Fall die rostrale Spitze der Mandibel bei gleicher Retraktion des Interoperculare gleich weit abgesenkt. Die Öffnung des Maules wäre geringer. Diese Aussagen beziehen sich natürlich nur auf die bei den untersuchten Blenniiden gefundene Proportionalität der beteiligten Elemente.

Das dritte Moment, das das Absenken der Mandibel beschleunigt, ist die höchst eigenartige und ungewöhnliche Gelenkung des Interoperculare mit dem Stylhyale und dem Epihyale. Sehr auffällig ist, daß solch heterogene Elemente wie das Stylhyale und das Interoperculare einen Knochenring bilden, der durch Bindegewebe und ventral durch ein Band (Abb. 28: XVI) zusammengehalten wird, in dem ein kugeligter Kopf des Epihyale artikuliert. Bei den hier untersuchten Blenniiden sind die genannten drei Elemente unmittelbar, unter Ausschaltung an dieser Stelle sonst häufig bei den Teleostiern vorhandener Bänder, in einem Kugelgelenk miteinander verbunden.

Durch diese besondere Art der Gelenkung ist auch hier kein Spielraum, kein „toter Gang“, mehr vorhanden in der Beantwortung des caudad gerichteten Zuges der ventralen und dorsalen kinetischen Kette für die Abduktion der Mandibel, da der Gelenkkopf des Epihyale sehr eng dem Gelenkring von Stylhyale und Interoperculare anliegt und keinen nennenswerten Spielraum — den solch ein Kugelgelenk ohnehin nicht bietet — besitzt.

VI. Funktionell-morphologischer Vergleich einiger syncranialer Strukturen der untersuchten Blenniidei

Die folgenden synoptischen Betrachtungen des *Anarrhichas lupus* und einiger *Blennius*-Arten sollen auf die Probleme, die mit der Durophagie des *Anarrhichas lupus* und deren funktionell-anatomischen Voraussetzungen im Zusammenhang stehen, beschränkt werden. Es werden nacheinander nach funktionell-morphologischen Gesichtspunkten das Neurocranium, der erste und der zweite Kieferbogen verglichen.

Das primäre, das hervorragende Problem für durophage Teleostier ist der Erwerb eines druckresistenten Oberkiefers oder Gaumens. Alle anderen Probleme stehen hinter diesem zurück. Bei *Anarrhichas lupus* ist ein sog. „Oberkiefer-Gaumen“ entstanden, eine harte, druckunempfindliche Gaumenfläche, die aus dem Vomer und den Palatina — dem „alten“ Oberkiefer — konstruiert ist. Aber auch der „neue“ Oberkiefer, die Praemaxillaria und Maxillaria, von *Anarrhichas lupus* ist wesentlich beißtüchtiger als der der meisten rezenten Teleostier. *Anarrhichas lupus* verfügt dennoch für seinen „neuen“ Oberkiefer nicht über die Beißtüchtigkeit und Druckresistenz, die den Paläonisciden mit ihrer starren dermalknöchernen Kopfkapsel eigen war, und nicht einmal über die, die hier weiter oben für *Blennius ocellatus* analysiert werden konnte. Ob der Besitz eines beißtüchtigen „neuen“ Oberkiefers für *Anarrhichas lupus* nach seiner Adaption an den durophagen Nahrungserwerb überhaupt noch von großer Bedeutung ist, wird im folgenden Kapitel untersucht (vgl. S. 425 ff.). Den druckfesten „Oberkiefer-Gaumen“ hat der durophage *Anarrhichas* erlangt durch eine für ethmohyostyle Teleostier einzigartige Spezialausbildung des Vomers und der mit gewaltigen Bandmassen an ihm befestigten Palatina; und diese Spezialausbildung des „Oberkiefer-Gaumens“ wurde möglich und wirksam auf der Grundlage der eigenartigen Proportionierung des Neurocraniums und die stark abgewandelte Struktur seiner Knochenelemente.

In den Proportionen des Neurocraniums weichen die drei untersuchten Blenniiden nur wenig von *Anarrhichas lupus* ab: Hier ist also offenbar ein Strukturerbe von den gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen gegeben. Die Maße Länge : Breite : Höhe betragen für *Anarrhichas lupus* 2 : 1,3 : 1. Die Mittelwerte dieser Maße bei den drei untersuchten Blenniiden sind 2,1 : 1,1 : 1. Daraus geht hervor, daß auch bei diesen Blenniiden die Maße des Neurocraniums etwa die gleichen wie die von *Anarrhichas* sind; aber es besteht nicht nur diese Maß-, sondern auch eine weitgehende Proportionsübereinstimmung. Bei den Blenniiden ist der praeorbitale Bereich genau so gestaucht und verkürzt in der Horizontalen, daneben in der Vertikalen steil erhöht, wie bei *Anarrhichas lupus*.

Dehnt man den Vergleich der Neurocranien auf deren einzelne Zonen aus, auf die Struktur ihrer einzelnen Knochenelemente und deren Lage zueinander, so zeigen sich trotz vieler Gemeinsamkeiten erhebliche Unterschiede. Die Unterschiede lassen sich in Zusammenhang bringen mit der Tatsache, daß die Anarrhichadidae und die Blenniiden in zwei verschiedene tropho-biologische Lebensräume hinein evolviert sind. Ihre Schädel sind daher — trotz Vergleichbarkeit — für unterschiedliche viscerocraniale Leistungen adaptiert.

Die am stärksten umstrukturierten Knochenelemente am Neurocranium von *Anarrhichas lupus* sind der Vomer und das Parasphenoid. Der Vomer ist wuchtig, breit und massiv, an der Ventralseite mit großen Pflasterzähnen besetzt und in das Parasphenoid

eingekeilt. Das Parasphenoid ist ventrad tief und scharf gekielt und besitzt drei Äste, unter anderen einen dorsalen mit zwei dorsad divergierenden Lamellen. Deren caudale Kante ist laterad zu einer Säule vorgewölbt, die sich schräg dorsad und caudad erstreckt. Sie leitet den Druck aus der Gaumenzone schräg hinauf zum Hinterhaupt. Die Ventralseite bzw. -kante des Vomers und des Parasphenoids steigen gegenüber der Längsachse des Schädels rostrad ein wenig an, was funktionell von Bedeutung ist (vgl. S. 356). Beide Knochenelemente, der Vomer und das Parasphenoid, machen die Basis der Orbita druckfest und stellen das Gaumenwiderlager dar, das primär den dorsad gerichteten Quetschdruck der Mandibel auf-fängt.

Die untersuchten Blenniiden zeigen ganz andere Verhältnisse. Sie stimmen im Bau der Basis der Orbita mit den „normalen“ Teleostiern mehr überein als mit den Anarrhichadidae. Ein funktioneller, knöcherner Gaumen fehlt ihnen; der Vomer und das Parasphenoid liegen im Dach der Mundhöhle nur als eine lange, schmale Knochenleiste, die von dem Stielchen des Vomers und von dem rostralen Ast des Parasphenoids gebildet wird. Aufschlußreich für den Vergleich sind weiterhin der ventrale Kiel und die ihn längs begleitenden, rostrad divergierenden Lamellen des rostralen Parasphenoidastes, die weit dorsad reichenden Lamellen seines dorsalen Astes und ein kleiner Dorn, der von deren caudalem Rand zum „Säulchen“ des Prooticum zieht. Bei den meisten Teleostiern ist der rostrale Parasphenoidast dorso-ventral abgeplattet oder dreh-rund. Der Kiel der ventralen Seite des Parasphenoides ist bei den drei Blenniiden relativ niedrig und funktionell nicht so bedeutungsvoll wie der entsprechende Kiel des *Anarrhichas lupus*. Bei ihm entspringt der sehr große M. adductor arcus palatini von den Seitenflächen dieses Kieles. Da er den axialen Gaumen mit den Suspensorien verbindet, schließt er als „muskulöser“ Gaumen die Infraorbitalspalte. Je tiefer der Kiel ventrad reicht, desto massiger kann sich dieser Muskel von den Seiten des gekielten Parasphenoid als seinen Ursprungsflächen entfalten, und desto stärker ist demzufolge bei seiner Kontraktion die Verhärtung des weichen Gaumens. Diese Veränderung des weichen Gaumens ist bei *Anarrhichas lupus* von besonderer funktioneller Bedeutung, weil er beim Zerquetschen der Muscheln erheblichen Druckbeanspruchungen und sonstigen mechanischen Einwirkungen ausgesetzt ist. Für die Blenniiden läßt sich dieser Zusammenhang nicht nachweisen, obwohl

auch bei ihnen der *M. adductor arcus palatini* vom Kiel des Vomers und des Parasphenoids und den laterad divergierenden Lamellen des rostralen Parasphenoidastes entspringt. Auch die Anbänderung der Palatina an den Vomer, das Parasphenoid und die Exethmoidalia geht bei den Blenniiden nicht über das „normale“ Maß hinaus, d. h. sie sind nur mittels normaler Bänder befestigt an den seitlichen Knochenelementen der praeorbitalen Region des Neurocraniums. Sicher steht das im Zusammenhang mit der, im Vergleich zu *Anarrhichas*, bei den *Blennius*-Arten geringen Druckbeanspruchung ihrer Palatina. Der Schluß, daß der Kiel und die beiden ihn begleitenden, rostrad divergierenden Längslamellen des rostralen Parasphenoidastes funktionell für die untersuchten drei Blenniiden nicht, wie bei *Anarrhichas lupus*, bedeutungsvoll sind, erscheint auch deshalb als berechtigt, weil an den Parasphenoiden aller drei Blenniiden (Abb. 34, A—C) die Länge, die dorso-ventrale Ausdeh-

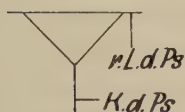


Abb. 34 A. *Blennius sanguinolentus*; schematischer Querschnitt durch den rostralen Ast des Parasphenoides.

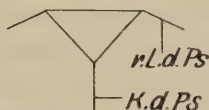


Abb. 34 B. *Blennius gattorugine*; schematischer Querschnitt durch den rostralen Ast des Parasphenoides.

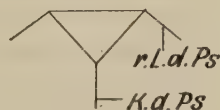


Abb. 34 C. *Blennius ocellatus*; schematischer Querschnitt durch den rostralen Ast des Parasphenoides.

nung des Kieles und der Grad der Schrägstellung der rostrad divergierenden Längslamellen differieren. Das wäre sicher nicht der Fall, wenn eine unmittelbare und gleichartige funktionelle Beanspruchung vorläge, die im Zusammenhang mit den viscerocranialen Leistungen des Abbeißertypes steht, den diese drei Blenniiden verkörpern. Dann wären gleichartig wie bei *Anarrhichas* bestimmte Proportionen dieser Elemente entwickelt. Bei *Blennius ocellatus* weisen die rostrad divergierenden Längslamellen am weitesten ventrad. Es ist denkbar, daß sich bei *Anarrhichas* aus ähnlichen Lamellen die seitlichen Wände des rostralen Parasphenoidastes entwickelt haben, zwischen die der Vomer eingekeilt ist, indem diese Lamellen sich dem Stielchen des Vomer anlegten und ventrad zusammenschlossen. Die mediale Crista, die sich inzwischen den seitlichen

Wänden des Parasphenoids von *Anarrhichas* befindet und sich in den Körper des Vomer von oben her hinein schiebt, würde dann dem Kiel des Poasphenoid der Blenniiden entsprechen. Genau so scheint es möglich, daß aus dem kleinen Dorn am caudalen Rand der dorsad divergierenden Lamellen des dorsalen Parasphenoidastes, die zum „Säulchen“ des Prooticum ziehen (bei *Blennius ocellatus* und *sanguinolentus* ist das der Fall), die Säulen dieser Lamellen von *Anarrhichas* hervorgegangen sind. Das caudale Ende des Parasphenoides ist bei allen drei untersuchten Blenniiden nicht gekielt, sondern zusammen mit dem Basioccipitale breit, nach den Seiten ausladend, ausgebildet. Dadurch weist die Ventralseite des Neurocraniums der Blenniiden in der Occipitalregion im Querschnitt nicht die Dreiecksform auf wie bei den Anarrhichadidae, sondern ist mehr abgerundet. In allen diesen Hinsichten erweist sich also das Neurocranium der untersuchten *Blennius*-arten als ursprünglicher gegenüber dem des *Anarrhichas lupus*.

Funktionell bedeutungsvoll für *Anarrhichas lupus* ist der Bau der praeorbitalen Region am Neurocranium. Dessen wuchtige vertikale Säulenkonstruktion, gebildet von den Exethmoidalia, dem Vomer, dem Mesethmoid und dem rostralen Ast des Frontale, dient der rostralen Ableitung des Quetschdruckes aus dem „Oberkiefer-Gaumen“. Der Quetschdruck, der auf den Vomer einwirkt, wird senkrecht nach oben zum Frontale abgeleitet. Den gegen die Palatina gerichteten Druck fangen die starken Bändermassen zwischen ihnen und dem Vomer und die an ihrer Basis besonders breiten, weit ausladenden Exethmoidalia mit jeweils einem seitlichen Höcker auf. Sie leiten ihn ebenfalls weiter dorsad an das Mesethmoid und das hier einheitliche Frontale. Der praeorbitale Bereich der Blenniiden weist die gleiche Stauchung in der Horizontalen und die gleiche Erhöhung in der Vertikalen auf wie bei *Anarrhichas lupus*. Es fehlt jedoch die Ausbildung der für *Anarrhichas lupus* so bezeichnenden, wichtigen Säulenkonstruktion. Denn bei allen drei Blenniiden sind die Exethmoidalia, besonders an den Seiten, relativ dünne, transversal senkrecht gestellte Wände, denen die seitlichen Höcker der Anarrhichadidae fehlen. Die Exethmoidalia werden bei den *Blennius*-Arten vergleichsweise nur wenig druckbelastet durch die Palatina. Das bei *Anarrhichas* fest zwischen die Exethmoidalia und den rostralen Ast des Frontale eingekeilte Mesethmoid liegt bei *Blennius gattorugine* und bei *Blennius sanguinolentus* recht labil zwischen diesen Elementen. *Blennius ocellatus* nimmt aber darin eine Son-

derstellung ein: Mit dem weit caudad reichenden Ende ist sein Mesethmoid auf eine lange Strecke in den rostralen Ast des Frontale eingekeilt. Wie bereits dargelegt wurde (vgl. S. 405), ist *Blennius ocellatus* von allen untersuchten Blenniiden der tüchtigste Abbeißer. Trotz all dieser Unterschiede ist doch die Grundkonstruktion des praeorbitalen Bereiches am Neurocranium, nämlich die Stauchung in der Horizontalen und die steile Erhöhung in der Vertikalen, in beiden Familien, den Blenniiden und den Anarrhichadidae, die gleiche, wenn sie auch zu verschiedenen funktionellen Sonderbildungen ausgenutzt worden ist.

Das Schädeldach der Anarrhichadidae und der drei untersuchten Blenniiden gleicht dem Dach eines Hauses. Die Seiten fallen schräg laterad ab. Der First verläuft von der fenestra orbitalis bis zum Supraoccipitale. Von da an neigt er sich, zu einem dreieckigen Giebel verbreitert, caudad und ventrad. Dieses Modell wird bei den einzelnen Arten variiert. Die Variation zeigt bei den untersuchten Arten der Anarrhichadidae wie bei den Blenniiden die gleiche Erscheinungen. Die für beide Familien im Prinzip gleichen Variationen stehen offenbar im Zusammenhang mit den funktionellen Anforderungen, die an die Quetsch- oder Beißmuskulatur gestellt werden. Die Leistung des *M. adductor mandibulae* hängt, bei sonst gleichen Bedingungen, von seiner Quantität und dem Neigungswinkel ab, den seine hauptsächliche Zugrichtung und die Längsachse der sich schließenden Mandibel miteinander bilden. Bei *Anarrhichas lupus* ist der *M. adductor mandibulae* Quetschmuskel, bei den Blenniiden ist er Beißmuskel. Die Vergrößerung der Ursprungsfläche des *M. adductor mandibulae* wird in beiden Familien mit den gleichen Mitteln erzielt, nämlich mit der Ausbildung von Knochenkämmen und der Undulation der Oberfläche des Schädeldaches. Die höchsten und längsten First- und Giebelkämme und damit auch das größte Ursprungsgebiet des *M. adductor mandibulae* haben *Anarrhichas lupus* und *Blennius ocellatus*; kleiner sind die Firstkämme bei *Blennius gattorugine* und sie fehlen überhaupt bei *Blennius sanguinolentus*. Auch *Anarrhichas minor* und *latifrons* haben sehr viel niedrigere Firstkämme als *Anarrhichas lupus*. Dadurch wird die von ihnen gewährte Ursprungsfläche der Muskulatur ebenfalls kleiner. Am niedrigsten und flachsten — bis fast zur Einebenung — ist der Firstkamm des *Anarrhichas latifrons*. *Anarrhichas minor* nimmt eine Mittelstellung ein. Während die Blenniiden verschieden hohe Knochenkämme auf dem Schädeldach haben, sind die der Anar-

rhichidae in erster Linie verschieden breit. Im Endeffekt liegt bei beiden Familien jedoch das gleiche Ergebnis vor: Eine vergrößerte Ursprungsfläche für den *M. adductor mandibulae*. Höchst bemerkenswert scheint die Tatsache, daß die Höhe und Länge der Knochenkämme (bei *Anarrhichas lupus* und *Blennius gattorugine* mehrfach beobachtet, da hiervon die meisten und verschieden alte Exemplare untersucht wurden) innerhalb der Altersklassen einer Art variieren. Die ältesten Individuen haben die höchsten und längsten Kämme, ihre *M. adductores mandibulae* sind also die leistungsfähigsten. Hier ist der funktionell analoge, hohe Knochenkamm auf dem Schädeldach des Gorilla zu vergleichen, von dem dessen gewaltige Kaumuskulatur entspringt. Auch bei ihm wird die mit dem Alter zunehmende Kammhöhe beobachtet. Gorillababies fehlt der Kamm vollständig, bei Weibchen ist er auch nur schwach erhöht, während alte Männchen ganz gewaltige Kämme und ein stark skulpturiertes Schädeldach besitzen. Die Ausbildung von Kämmen oder Leisten zur Vergrößerung von Oberflächen ist ein im Tierreich allgemein verbreitetes Prinzip. Die Firstkämme auf dem Schädeldach der Anarrhichadidae und Blenniidae werden vom Frontale, den Parietalia, den Pterotica, den Epitotica und dem Supraoccipitale gebildet; zu ihnen tritt noch in gleicher funktioneller Bedeutung bei den *Anarrhichas*-arten am Sphenoticum eine brettartige, große, laterad gerichtete Leiste. Nur die Länge der Anteile, mit denen sich diese Knochenelemente an der Bildung der Knochenkämme beteiligen, variiert bei den einzelnen Arten. Neben der mit diesen Firstkämme ermöglichten Vergrößerung der Ursprungsflächen des *M. adductor mandibulae* haben *Blennius ocellatus* und *Anarrhichas lupus* noch einen anderen Modus dafür mit zusätzlichem Ergebnis entwickelt, nämlich die Undulation der seitlichen Flächen des Schädeldaches (Abb. 35, A—F).

Die funktionell gleiche Abstufung bestimmter Strukturen liegt auch in dem rostralen Bezirk der postorbitalen Region vor. Bei den meisten rezenten Teleostiern begrenzt zwischen dem Frontale und dem Parasphenoid auch ein Alisphenoid den caudalen Rand der fenestra orbitalis. Von diesem rostralen Bezirk der postorbitalen Region entspringt sowohl bei *Anarrhichas*, als auch bei *Blennius* eine Portion des *M. adductor mandibulae*, bei *Anarrhichas* die Portion A_3 , bei *Blennius* die Portion A_1 . Kontrahiert sich nun dieses Muskulatur, so dient die knöcherne Seitenwand des Neurocraniums, die postorbitale Region, als Widerlager; sie wird auf Zug bean-

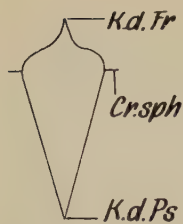


Abb. 35 A. *Anarrhichas lupus*; schematischer Querschnitt durch die postorbitale Region des Neurocraniums.

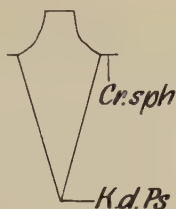


Abb. 35 B. *Anarrhichas minor*; schematischer Querschnitt durch die postorbitale Region des Neurocraniums

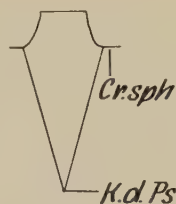


Abb. 35 C. *Anarrhichas latifrons*; schematischer Querschnitt durch die postorbitale Region des Neurocraniums

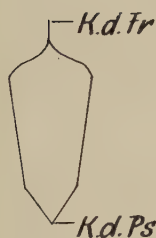


Abb. 35 D. *Blennius ocellatus*; schematischer Querschnitt durch die postorbitale Region des Neurocraniums.



Abb. 35 E. *Blennius gattorugine*; schematischer Querschnitt durch die postorbitale Region des Neurocraniums.



Abb. 35 F. *Blennius sanguinolentus* schematischer Querschnitt durch die postorbitale Region des Neurocraniums.

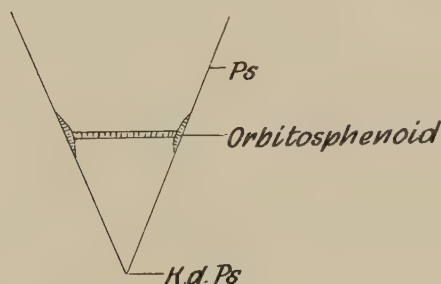


Abb. 36. Schematische Darstellung der Lage des Orbitosphenoid zwischen den dorsad divergierenden Lamellen des Parasphenoides bei *Blennius gattorugine* und *Bl. sanguinolentus*.

spricht. Bei *Anarrhichas lupus* und *Anarrhichas minor*, sowie bei *Blennius ocellatus*, die am tüchtigsten quetschen oder beißen können, berühren sich der weit ventrad gezogene Teil des Frontale und der weit dorsad reichende Ast des Paraphenoids unmittelbar auf einer relativ langen rostro-kaudad verlaufenden Linie. Das Alisphenoid ist hier klein und in höchst bemerkenswerter Weise caudad verdrängt, ohne noch an der Begrenzung der fenestra orbitalis Teil zu haben. Bei den weniger beißtüchtigen *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* dagegen liegt das Alisphenoid noch zwischen dem Frontale und dem Parasphenoid in der caudalen Begrenzung der knöchernen Augenhöhle. Diese beiden Arten der untersuchten Blenniiden haben jedoch die größten Orbitosphenoide. Diese Schädelknochen haben die Gestalt einer Scheibenhantel und liegen horizontal und transversal zwischen den dorsad divergierenden Lamellen des dorsalen Parasphenoidastes und den Alisphenoiden (Abb. 36), und zwar in Höhe der Trennlinie zwischen beiden Knochenelementen. Die lateral verbreiterten Scheiben der Hantel des Orbitosphenoid überdecken von innen her diese Trennlinie. Bei *Blennius ocellatus* liegt das Orbitosphenoid wesentlich weiter ventral zwischen den dorsad divergierenden Lamellen des dorsalen Parasphenoidastes. Es ist kleiner als das von *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* und berührt kaum noch das Alisphenoid. Den untersuchten Anarrhichidae fehlt ein Orbitosphenoid. Offensichtlich werden in dem Maße, wie das Frontale unmittelbaren Kontakt mit dem Parasphenoid gewinnt, die Alisphenoide verkleinert und caudad gedrängt, heraus aus der caudalen Begrenzung der fenestra orbitalis; ebenso wird das Orbitosphenoid — soweit es überhaupt vorhanden ist — reduziert und ventrad verdrängt zwischen die dorsad divergierenden Lamellen des dorsalen Parasphenoidastes. Weil diese auffällige Besonderheit in zwei verschiedenen Familien offenbar unabhängig voneinander entwickelt worden ist und zwar bei Arten, deren viscerocraniale Adaptation sie die Seitenwand des Neurocraniums stark auf Zug beanspruchen läßt, scheint dies ein deutlicher Hinweis darauf zu sein, daß durch Einsparung einer Knochennaht in der caudalen Begrenzung der Orbita, nämlich entweder der Naht Alisphenoid-Frontale oder der Naht Alisphenoid-Parasphenoid, eine größere Festigkeit in dem rostralen Bezirk der postorbitalen Region erzielt worden ist.

Für alle hier untersuchten Blennioidea gilt also die funktionelle Tendenz, den offenbar druckmechanischen Nachteil zu eliminieren, der mit der ursprüng-

lichen Lage des Alisphenoids in der caudalen Orbitabegrenzung gegeben ist. Diese Tendenz ist aber bei ihnen auf zwei verschiedenen und vielleicht voneinander unabhängigen Wegen verwirklicht worden. Bei den *Anarrhichas*-Arten und bei *Blennius ocellatus* sind die *Alisphenoid*e convergent aus der hinteren Orbitabegrenzung verdrängt worden, so daß in ihr jederseits nur eine Knochen-naht bestehen bleibt. Bei *Bl. gattorugine* und bei *Bl. sanguinolentus* sind die *Alisphenoid*e am ursprünglichen Ort verblieben. Von den dann jederseits zwei Knochennähten in der hinteren Orbitabegrenzung ist aber die untere bei diesen Fischen auf beiden Seiten durch die Auflagerung der Orbitosphenoiden von innen her abgesichert worden.

Ein ganz besonderes Interesse beansprucht weiterhin der Circumorbitalring. Bei den meisten Teleostiern ist er so stark reduziert, daß er nur noch aus blattartig dünnen Knochenelementen besteht, die locker im Bindegewebe liegen und gegeneinander frei beweglich sind. In der Regel werden diese isolierten Knochenblättchen von einem infraorbitalen Schleimkanal durchzogen. Hofer (1945) führt die Reduktion des Circumorbitalringes bei den rezenten Teleostiern darauf zurück, daß die ursprüngliche Funktion dieses Ringes verloren gegangen ist. Sie bestand in der Aufnahme und Ableitung des Beißdruckes, der bei den altertümlichen Formen der Teleostier mit dermalknöcherner Kopfkapsel entstand. Dadurch wurde besagter Druck um das Auge herum geleitet, das nunmehr in einem druckfreien Gebiet lag. Sowohl bei *Anarrhichas* als auch bei den Blenniiden hat der Circumorbitalring diese Funktion der Druckableitung noch, oder aber er hat sie sekundär wieder erworben, besonders ausgeprägt bei *Blennius ocellatus* und *Anarrhichas lupus*. Will man die Existenz des voll ausgebildeten, festen und druckresistenten Circumorbitalringes als primär ansehen, dann müßte es sich hier um einen funktionellen Primitivismus handeln, der durch die gesamte Entwicklung der Actinopterygier in dieser Linie mitgeschleppt und bei den Blennioidei bewahrt worden ist. Dann müßten aber auch die Beißtätigkeit der Praemaxillaria und die mangelnde Maxillarkinetik der untersuchten Blennioidei als primär gelten; aber für all diese Annahmen bestehen doch erhebliche Schwierigkeiten.

Die rezenten Teleostier und besonders die Acanthopterygier zeichnen sich fast alle durch eine intensive Maxillarkinetik aus. Sie ist bei ihnen in mannigfacher Weise variiert; aber sie fehlt den untersuchten Blennioidei, so daß ihre Praemaxillaria im Vergleich zu den übrigen maxillarkinetischen Teleostiern nahezu starr und unbeweglich an der Spitze des Neurocraniums festliegen. Diese Unbeweglichkeit der Praemaxillaria wurde erworben im Zusammen-

hang mit der Ausbildung des hoch spezialisierten Abbeißertypes, der seine Nahrung nicht nur mit den Zähnen zu packen vermag und unzerteilt verschlingt — wie viele andere Teleostier auch — sondern mundgerechte Nahrungsportionen mittels der Zähne von größeren Nahrungsbrocken abbeißt oder abreißt. Hierfür ist zunächst von untergeordneter Bedeutung, in welchem Grad von Vollkommenheit die Nahrung durchbissen oder zerteilt wird. Zum Typ des Abbeißers gehören die hier untersuchten Blennioiden, von denen sich einige möglicherweise von diesem Typ schon wieder entfernen (vgl. S. 431). Die Anarrhichadidae und Blenniiden erreichen die Unbeweglichkeit und Beißtüchtigkeit der Praemaxillaria zunächst durch einige grundsätzliche, ihnen allen gemeinsame Konstruktionseigentümlichkeiten und darüber hinaus durch verschiedene spezifische Sonderbildungen der untersuchten Arten.

Allen gemeinsam ist die Existenz der vertikal zur Körperlängsachse aufsteigenden Processus ascendentes und das Fehlen der Processus articulares und maxillares der Praemaxillaria. Der Processus ascendens des Praemaxillare ist bei *Blennius ocellatus* und den Anarrhichadidae eine stabile Säule, nimmt den Hauptteil des Beißdruckes auf und leitet ihn an die „Druck-Gleitfläche“ des Mesethmoid weiter, der er mit seiner Rückseite caudal anliegt. Diese Fläche ist bei *Blennius ocellatus* konkav eingebuchtet, so daß sich der Processus ascendens hinein stemmen kann und nicht, wie bei den anderen beiden Blenniiden und den untersuchten Anarrhichadidae, an ihr dorsad gleitet. *Blennius ocellatus* hat offensichtlich das leistungsfähigste Widerlager für die Beißtüchtigkeit der Praemaxillaria entwickelt, im Gegensatz zu den beiden anderen untersuchten Blenniiden und den Anarrhichadidae. Die Praemaxillaria dieser Fische erscheinen nicht als so beißtüchtig. Hier wird ein Teil des auf die Praemaxillaria einwirkenden Beißdruckes durch einen verschieden gestalteten Bandapparat unter Mithilfe der Nasalia, der Lacrimalia und der Palatina kompensiert (vgl. S. 405).

Erstaunlicherweise ist aber trotz des Mangels einer nennenswerten Maxillarkinetik und neben der dadurch ermöglichten Beißtüchtigkeit der Praemaxillaria bei den untersuchten Blennioiden — wie anhaltende Lebendbeobachtungen sehr eindrucksvoll zeigten — auch die Technik des Nahrungserwerbes durch ein „Saugschnappen“ (von Wahlert 1961) sehr entwickelt: hierbei werden mundgerechte Nahrungsbrocken mit dem Atemwasser eingeschwenkt,

ohne mit den Kiefern ergriffen zu werden. Diese Technik des Nahrungserwerbes ist von der Mehrzahl der Teleostier mit Hilfe der Maxillarkinetik und der vom Maxillarapparat entfalteten häutigen „Wangen“ entwickelt und vervollkommen worden, die den Kieferwinkel des geöffneten Maules seitlich schließen (vgl. Günther 1953).

Obwohl die Maxillarkinetik und ein wangenbildender Maxillarapparat den untersuchten Blennioidei fehlen, bedienen sich dennoch auch diese Fische sehr häufig der Technik, mundgerechte Nahrungsbrocken mit dem Atemwasser einzuschwemmen. Für diese Nahrungserwerbstechnik sind in beiden Familien bestimmte Struktur-Spezialisierungen und zwar in der Richtung entwickelt worden, daß die ventralen Elemente des Viscerocraniums in besonderer Weise für eine extrem jähe Erweiterungsfähigkeit der Mundhöhle adaptiert wurden; in der so ermöglichten plötzlichen und drastischen Erweiterung der Mundhöhle liegt hier der Erfolg des „Einschwemmechanismus“ trotz fehlender „Wangen“ begründet.

Die strukturellen Spezialisierungen, die wir hier im Zusammenhang mit einer Intensitätssteigerung für den Sog des Atemwassers in die Mundhöhle hinein interpretieren, tendieren sämtlich auf die Beseitigung der „toten Gänge“, die bei den Teleostiern normalerweise in den kinetischen Ketten für das Absenken des Unterkiefers bestehen. Diese kinetischen Ketten wirken im wesentlichen über das Stylhyale und über das Interoperculare auf die Abduktion des Unterkiefers ein; und die „toten Gänge“ sind in diesen Ketten für gewöhnlich durch die Spielraumfreiheit derjenigen Bänder gegeben, die das Stylhyale (oder das Epihyale) mit dem Interoperculare und weiterhin das Interoperculare (oder das Epihyale) mit der Mandibel verbinden.

Bei *Anarrhichas* ist das Interoperculare am ventralen Ende des Stylhyale syndesmotisch straff und ohne Spielraum befestigt. Der Vorteil dieser Einrichtung wurde auf Seite 346 erläutert. Besonders bei den untersuchten Blenniiden gipfelt dann diese Tendenz zur Eliminierung der „toten Gänge“ in beiden kinetischen Ketten, die die Mandibel absenken, in imponierenden Ergebnissen: Durch die einzigartige Verbindung der Elemente Interoperculare, Stylhyale und Epihyale in einem Kugelgelenk und durch die unmittelbare — noch dazu anomal weit vom Quadrato-Mandibulargelenk rostrad verlagerte — Verbindung des Interoperculare mit der

Mandibel ist diese Entwicklung so wirksam gefördert, daß dieser gesamte Komplex außerordentlich zugempfindlich geworden ist, bei jeder Aktivierung die Mandibel sofort und ohne Verzögerung absenkt und damit die Mundhöhle jährlings ventrad erweitert. Die genannten und vorn (S. 407) beschriebenen funktionellen Adaptationen, die hierin bei den drei Blenniiden beobachtet werden, sind eigentlich nur in diesem logischen Zusammenhang zu verstehen. Der besondere Vorteil dieser mechanischen Konstruktion liegt offenbar in der Plötzlichkeit, mit der die Erweiterung der Mundhöhle vonstatten geht. Denn, je schneller dieser Vorgang abläuft, desto heftiger ist der Sog des einströmenden Wassers, desto erfolgreicher werden diese Fische bei der Nahrungsaufnahme mittels des „Saug-schnappens“ sein, trotz der ihnen fehlenden „Wangen“.

Weitgehend einander ähnlich in der Proportionierung sind die Suspensorien der untersuchten *Anarrhichas*- und *Blennius*-Arten. In der Stellung ihrer Elemente zu bestimmten markanten Punkten des Neurocraniums zeigt sich wieder die gleiche abgestufte Ausbildung bestimmter, funktionell wichtiger Lagebeziehungen, wie wir sie schon vorher für das Schädeldach zu kennzeichnen versucht hatten. Daher kann auch hierin eine gewisse funktionelle Reihung der untersuchten Fischarten vorgenommen werden, die sich weitgehend mit der weiter unten beschriebenen deckt. Die Reihenfolge betrifft die Quetsch- und Beißeistung der Kiefer durch die Vergrößerung der Ursprungsfläche des M. adductor mandibulae. Die Abstufung ist dadurch möglich, daß der Kieferstiel senkrecht ventrad und zum Teil ein wenig caudad orientiert ist, und weil das Praeoperculare verschieden weit rostrad reicht. An dessen ventralem Ast ist dorsal das Quadratum angewachsen, das mit der Mandibel artikuliert. Reicht nun der ventrale Ast des Praeoperculare weit rostrad (und damit ist auch das Quadrato-Mandibulargelenk weit rostrad geschoben), dann ist die Entfernung der caudalen Fläche des Suspensoriums von der fenestra orbitalis klein und somit auch das Ursprungsgebiet der Portionen A₁ und A₂ des M. adductor mandibulae. Liegt der umgekehrte Fall vor, befindet sich das Quadrato-Mandibulargelenk mehr caudad, dann ist die Ursprungsfläche der Portionen A₁ und A₂ größer. Als Markierungspunkt für den Vergleich der Lage des Quadrato-Mandibulargelenkes kann der laterale Processus des Frontale dienen (Abb. 19 B). Fällt man von ihm aus das Lot auf die Körperlängsachse, so liegt bei *Anarrhichas lupus* und *Blennius ocellatus* das Gelenk am weitesten hinter, bei

Blennius gattorugine und *Anarrhichas minor* genau unter und bei *Blennius sanguinolentus* und *Anarrhichas latifrons* am weitesten vor dieser Linie. Entsprechend sind auch ihre Mm. adductores mandibulae quantitativ abgestuft und die Quetsch- oder Beißeistung ihrer Kiefer. *Blennius ocellatus* zeigt die höchste Beißeistung unter den untersuchten Blenniiden und *Anarrhichas lupus* die höchste Quetschleistung unter den Anarrhichadidae.

Zugleich wird mit diesen Erörterungen deutlich, daß ein mehr oder weniger weit nach vorn gerichteter Kieferstiel für die in Rede stehenden Fische primär gewesen sein muß. Seine zunehmende Ventrad- oder gar leichte Caudalrichtung ist hier eine progressiv-adaptive und sekundäre Entwicklung.

Trotz der weitgehenden Übereinstimmung von Struktur und Proportion der Suspensorien bestehen aber einschneidende Unterschiede in der Ausbildung und Funktion der Palatina. Die Palatina der untersuchten Blenniiden sind vollkommen anders gebaut als die der Anarrhichadidae. Die der Anarrhichadidae sind massiv, massiv und bezahnt, und sie bilden mit dem Vomer den funktionellen Gaumen. Sie sind druckresistent. Die Palatina der Blenniiden sind zwar auch dorso-ventral gestreckt, jedoch nur dünne Knochenelemente. Außerdem stehen sie wesentlich schräger von den Exethmoidalia ab als die der Anarrhichadidae. Die der Anarrhichadidae stehen senkrecht unter den laterad ausgezogenen Exethmoidalia. Daraus ergibt sich für sie eine wesentlich bessere Druckkompensation. Die Palatina der drei Blenniiden verlängern wie bei den übrigen Teleostiern rostrad die Quadrato-Pterygoidspange, bilden die Articulatio ethmo-palatina und haben keinerlei Gaumenfunktion. Trotzdem fangen sie einen Teil des auf die Praemaxillaria einwirkenden Beißdruckes — zusammen mit den bereits beschriebenen Einrichtungen (vgl. S. 406) — ab und leiten ihn weiter an die Exethmoidalia. Die Art und Weise des Druckauffang- und Druckleitsystems der drei Blenniiden ist jedoch anders als bei den Anarrhichadidae. Bei diesen sind die Palatina unmittelbar integrierte Bestandteile des „Kiefer-Gaumens“, nehmen selbst am Quetschen teil und stützen sich — an den Vomer durch excessiv entwickeltes Bindegewebe straff befestigt — gegen besondere seitliche Höcker der wuchtigen Exethmoidalia ab.

Von den drei Blenniiden ist die Aufgabe der Aufnahme des — bei ihnen primär nur auf die Praemaxillaria einwirkenden — Beiß-

druckes durch die Palatina unterschiedlich gelöst worden. Hierin unterscheiden sich *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* von *Blennius ocellatus*. In dem Maße, wie die Druckresistenz der Processus ascendentes der Praemaxillaria und ihres dorsalen Widerlagers abnimmt, steigt die Leistungsfähigkeit der Palatina, besonders ihrer Processus maxillares, als Druckauffangelemente und zwar durch die zunehmende Größe dieser Processus und durch die bessere Festlegung an den Exethmoidalia. *Blennius ocellatus* hat die stabilsten Processus ascendentes praemaxillares und das drucktüchtigste Widerlager für sie. Seine Processus maxillares palatini dagegen sind relativ klein. *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* weisen die umgekehrten Verhältnisse auf. Bei diesen beiden Blenniiden ist zu sehen, wie die geringe Druckbeanspruchbarkeit der Processus ascendentes praemaxillares durch die verstärkte Ausbildung der Processus maxillares palatini in gewissem Maße ausgeglichen wird.

Bei allen hier untersuchten Blenniidei geben verschiedene Zwischenglieder einen Teil des Quetsch- oder Beißdruckes an den Circumorbitalring weiter, der seinerseits diesen Druck einmal rostral und zum anderen caudal um das Auge herum an das einheitliche (Ausnahme: *Blennius sanguinolentus*) Frontale ableitet. Der Circumorbitalring fungiert also mit als Druckleitsystem. Diese sehr sonderbare und nicht zu erwartende Ausbildung und Funktion des Circumorbitalringes ist höchst bemerkenswert und soll weiter unten (vgl. S. 428) diskutiert werden.

Die Unterkiefer der Anarrhichadidae und Blenniiden haben nur wenige gemeinsame Merkmale; nämlich die Massigkeit der Mandibel und die Höhe ihres Processus coronoideus. Für das Quetschen ist eine massive Mandibel unerlässlich und ebenfalls für das Zubeißen und Durchschneiden der Nahrung. Von Vorteil ist hierfür ein möglichst weit erhöhter Processus coronoideus, da auf diese Weise die Mandibel eine große Insertionsfläche für die Quetsch- oder Beißmuskulatur bekommt. Die Mandibeln werden bei den untersuchten Blenniiden und Anarrhichadidae zu verschiedenen beansprucht, als daß weitere Gemeinsamkeiten ausgeprägt sein könnten. Die Mandibeln der Blenniiden sind mit einer Reihe uniformer Schneidezähne besetzt, die von *Anarrhichas lupus* dagegen an der Spitze mit konischen Greifzähnen und in der mediad geneigten Mitte der dorsalen Mandibelkante mit gewaltigen Pflasterzähnen. Auch die Form

der Mandibeln ist verschieden; bei den Blenniiden bilden sie an der Spitze einen Rundbogen, bei den Anarrhichadidae einen Spitzbogen.

Auch die Quadrato-Mandibulargelenke sind, entsprechend ihrer unterschiedlichen mechanischen Belastung bei den untersuchten Blenniiden, abweichend von denen der Anarrhichadidae gebaut. Zwischen beiden Gruppen bestehen Unterschiede in dem Ort, an dem der Druck der adduzierten Mandibel zuerst und hauptsächlich zur Wirkung kommt: bei den *Anarrhichas*-Arten in der Mitte der Mandibeläste und unmittelbar oberhalb der Insertion des M. adductor mandibulae und bei den *Blennius*-Arten an der Spitze der Mandibeläste, weit rostrad von der Insertion des Adduktionsmuskels. Jeder Druck erzeugt einen Gegendruck. Dieser wirkt sich unterschiedlich auf das feste Widerlager des Mandibelhebels aus, das Quadrato-Mandibulargelenk. Bei den mit der Spitze der Mandibel beißenden Blenniiden tritt im Kiefergelenk ein stärkerer ventrad gerichteter Gegendruck auf als bei den mit der Mitte der Mandibel quetschenden Anarrhichadidae. Vielleicht wird damit verständlich, daß bei den *Blennius*-Arten ein gewaltig transversal verlängertes, ziemlich geschlossenes Walzengelenk ausgebildet ist, das hier die eben beschriebene dominierende Form der Belastung besonders gut kompensieren kann. Es ist kein Zweifel, daß diese breiten Walzengelenke der Blennii nur wenig von jener erheblichen Luxation gestatten, die die normalerweise beträchtliche Kinetik der Kieferstiele für sie nezessiert (vgl. Petersen 1914, Höller 1935, Kirchhoff 1958, Kampf 1960, Flächter 1963). Tatsächlich ist die seitwärtige Ausschwenkbarkeit der bei den Blennii ohnehin schon in der Ruhe stark laterad-ventrad ausladenden Kieferstiele hier (nicht bei den *Anarrhichas*-Arten) nur gering und zusätzlich begrenzt durch die laterad erhöhten Randleisten ihrer Gelenkgruben am Neurocranium. Die Erweiterungsmöglichkeit für die Mundhöhle besteht bei den Blennii überwiegend in der Vertikalen, in der Abduktion der Mandibel und des bei ihnen ja sehr großflächigen Mundbodens.

Einen außerordentlich hohen Grad von Übereinstimmung zeigen die ventralen Elemente des zweiten Kieferbogens, die Hyalgabel und das Urohyale. Das Urohyale sei hier mit erwähnt — unabhängig von seiner umstrittenen Zugehörigkeit und Herkunft (nach Rauter eine Sehnenverknöcherung) — weil es funktionell dem Hyalbogen angeschlossen ist. In der Gestalt und der Art der Be-

festigung an den Hypohyalia gleichen sich die Urohyalia beider Familien. Das Urohyale der Blenniiden ragt ventrad ein wenig weiter hervor als das der Anarrhichidae. In der Form, der Lage, der festen Verwachsung miteinander stimmen die sog. Epihyalia, die Ceratohyalia und die Hypohyalia ebenfalls weitgehend überein. Den dorsalen Hypohyalia der Blenniiden fehlt jedoch die für *Anarrhichas* typische Ausbildung einer bei adduzierter Hyalgabel, dorsad weisenden, funktionell bedeutungsvollen (vgl. S. 355) Dreiecksfläche. Bei *Blennius ocellatus* allerdings ist etwas ähnliches angedeutet. Die dorsalen Hypohyalia sind bei ihm schon stärker — von vorn gesehen — mediad gewölbt und dorsad gezogen als bei den übrigen beiden Blenniiden. Das Stylhyale weicht sehr stark von der sonst anzutreffenden Hantelform ab. Die funktionelle Bedeutung dieser Abweichung wurde bereits oben erklärt (vgl. S. 407). Abgesehen von dem dorsalen Teil des Hyalbogens, dem Hyomandibulare und dem Stylhyale, ist doch die Übereinstimmung der ventralen Teile bei beiden Familien so groß, daß die Vermutung berechtigt erscheint, daß es sich bei den Hyalbögen beider Familien um die gleiche Grundkonzeption handelt.

Der Vergleich der untersuchten Blennioidei zeigt, daß sie einen hohen Grad an Übereinstimmung in den besonderen funktionellen Strukturen ihrer syncranialen Mechanismen aufweisen. Sie haben diese Strukturen divergent zu leicht verschiedenen Leistungsschwerpunkten ihres Viscerocraniums entwickelt und im Zusammenhang damit jeweils bestimmte Sonderadaptationen erworben: die *Blennius*-Arten sind dabei im Grunde wohl ursprünglicher geblieben, sie schneiden mundgerechte Brocken aus größerformatigem Nahrungsangebot mit ihren „Schneide-Zähnen“ und mehr oder weniger beißtüchtigen Praemaxillaria heraus, um sie dann unzerkleinert zu verschlucken; die *Anarrhichas*-Arten haben darüber hinaus einen großflächigen und leistungsfähigen „Kiefer-Gaumen“ gebildet und zerquetschen mit Hilfe von riesigen Pflasterzähnen auf diesem Gaumen und in der Mittelpartie der Mandibeläste die aufgenommenen Nahrungsbrocken. Beide Gruppen haben daneben die Nahrungserwerbstechnik des „Saugschnappens“, des Einschwemmens von nicht mit den Kiefern ergriffenen Nahrungsbrocken mit dem Atemwasserstrom, trotz der ihnen fehlenden Maxillarkinetik durch besonders bei den *Blennii* imponierende Sonderadaptationen entwickelt. Im folgenden Kapitel soll untersucht werden, ob diese Übereinstimmungen nur analoge Bildungen sind, oder ob nicht doch

darin auch der Ausdruck eines beiden Familien der Blennioidei gemeinsamen Organisationstypus erblickt werden muß.

VII. Versuch einer funktions-genetischen Deutung der vorgelegten Befunde

Beim Vergleich der Syncranien der untersuchten Blennioidei wurden bestimmte, sehr auffällige, von der Mehrzahl der rezenten Teleostier abweichende Züge funktionell-morphologischer Strukturen und Mechanismen gefunden. Die Übereinstimmung solcher Strukturen erstreckt sich teils nur auf die Individuen einer Familie — entweder der Anarrhichadidae oder der Blenniidae —, teils sind diese Strukturen beiden Familien gemeinsam eigentümlich. Unabhängig von diesen Übereinstimmungen gibt es jedoch, innerhalb der Arten einer Gattung sogar, recht divergente Einzelheiten in diesen viscerocranialen Mechanismen.

Das auffälligste und charakteristischste Merkmal des Schädels der untersuchten Blennioidei ist die Stauchung des Neurocraniums in der Horizontalen und seine steile Erhöhung in der Vertikalen. Augenscheinlich ist diese Konstruktion von Vorteil für den „Typus des Beißers“, den beide Familien der Blennioidei offenbar und ursprünglich verkörpern. Zum Beißen ist ein festes Widerlager für die beißenden Kieferelemente nötig. Je massiver und größer die dorso-ventrale Ausdehnung des Widerlagers ist, desto stärker darf die Kraft sein, die die beißenden Elemente zusammenpreßt, desto stärker ist auch der daraus resultierende Druck, den die Kiefer empfangen und an ihr Widerlager weitergeben. So besteht zwischen der Ausbildung des Widerlagers, des Neurocraniums, der beißenden Kieferelemente und der Ausbildung der Muskulatur, die diese Elemente bewegt, ein bestimmter funktioneller Zusammenhang. Diesen Zusammenhang fanden wir hier ganz allgemein fast auf die gleiche Weise bei den untersuchten Formen bewerkstelligt, und wir fanden in ihm sowohl den Anarrhichadidae als auch bei den Blenniidae die gleichen Grundtendenzen für seine funktionelle Vervollkommenung verwirklicht.

Der Beißdruckmechanismus der Anarrhichadidae und der Blenniidae besteht aus den gleichen und grundsätzlich fast gleichartig strukturierten Konstruktionselementen. Die Neurocranien und der druckresistente Circumorbitalring stimmen in ihren Proportionen bei allen untersuchten Arten weitgehend überein, den bezahnten

Praemaxillaria fehlen die Processus articulares und maxillares, die Maxillarkinetik ist eingeschränkt; neben dem gewaltigen M. adductor mandibulae ist der intramandibulare Teil $A\omega$ des M. adductor mandibulae zu einem akzessorischen inneren Adduktor mit gleichem Ursprung und gleicher Insertion entwickelt, und das Quadrato-Mandibulargelenk ist mehr oder weniger weit transversal verlängert worden. Das sind offensichtlich alles Adaptationen an die funktionell sehr ähnliche Form des Nahrungserwerbes der untersuchten Blennioidei.

Die weitgehend gleichartige Ausbildung der Elemente, die den Beißdruck ausüben (Mandibeln), empfangen (Praemaxillaria, Circumorbitalring, Palatina, Maxillaria) und kompensieren (Neurocranien), führt zu der Schlußfolgerung, daß im Organisationstypus der unbekannten und gemeinsamen Vorfahren der untersuchten Blennioidei diese auffälligen Konstruktionsbesonderheiten bereits vorhanden waren. Schon diese gemeinsamen Vorfahren müssen also den tropho-biologischen Lebensformtypus des „Beißers“ oder gar „Abbeißers“ repräsentiert haben.

Am Neurocranium der Blennioidei ist die Übereinstimmung am markantesten. Für den einheitlichen Organisationstypus, der offenbar den untersuchten Blennioidei zugrunde liegt, sprechen, wie bereits gesagt wurde, aber auch die bei ihnen beobachteten Besonderheiten der Praemaxillaria, des Circumorbitalringes und der Suspensorien, obwohl diese Elemente bereits stärker den differenten Formen des Nahrungserwerbes der Blennioidei adaptiert sind: auch die hier bestehenden Übereinstimmungen können nicht als Konvergenzen verstanden werden.

Daß die Praemaxillaria bezahnt sind, ist für unsere Betrachtung weniger bedeutungsvoll. Bezahnte Praemaxillaria sind bei den rezenten Teleostiern allgemein verbreitet. Wichtig ist jedoch, wie bei den Blennioidei die Beißtätigkeit der Praemaxillaria entwickelt wurde, nämlich durch die gleichartige Proportionierung dieser Kieferelemente, ihre im wesentlichen gleichartige Festlegung am Neurocranium und — mittelbar — am druckresistenten Circumorbitalring, sowie durch den bei allen untersuchten Formen gleichartig bewirkten Mangel einer wirksamen Maxillarkinetik.

Auch für die Suspensorien gilt, daß die gleichen Proportionen bei den Blenniiden und den Anarrhichadidae eingehalten sind. Die Suspensorialapparate der Teleostier können ja sehr verschieden ge-

staltet und proportioniert, die Kieferstiele können nach vorn und nach hinten gerichtet sein. In diesem Zusammenhang sei an den „caudad verlängerten Kieferstiel“ einiger Tiefseefische (G ü n t h e r und D e c k e r t, zuletzt 1959, 1960) erinnert. Beide Autoren (1959; auch M y e r s 1958) stellen zur Diskussion, ob solch ein caudad gerichteter Kieferstiel primär ist. Bei den hier untersuchten Blennioidei ist der Kieferstiel senkrecht nach unten, zum Teil sogar ein wenig „caudad“ gerichtet, im Gegensatz zu den als „normal“ angesehenen, schräg rostrad und ventrad gerichteten Kieferstielen anscheinend der meisten Teleostier. Hier, bei den beiden Familien der untersuchten Blennioidei, ist die senkrechte und zum Teil ein wenig caudad (*Anarrhichas lupus* und *Blennius ocellatus*) gerichtete Stellung offensichtlich sekundär und steht hier, wie der funktionsanalytische Vergleich der Viscerocranien der beiden Familien lehrt (vgl. S. 420), im Zusammenhang mit der besonderen Beanspruchung des *M. adductor mandibulae*.

Es zeigt sich also, daß die prinzipielle Übereinstimmung der Proportionen und Strukturen des Neurocraniums, der Praemaxillaria, des Circumorbitalringes und des Suspensoriums der Blennioidei und Anarrhichidae auf einen beiden Familien gemeinsamen viscerocranialen Organisationstypus zurückgehen. Wir haben ihn bereits als den des „Beißers“ gekennzeichnet. Von diesem Organisationstypus des „Beißers“ aus erfolgte wahrscheinlich die adaptive Radiation der Blennioidei. Das Ergebnis dieser Radiation ist die Mannigfaltigkeit der syncranialen Mechanismen für den Nahrungserwerb bei den rezenten Blennioidei. Die Anarrhichidae im besonderen entwickelten schließlich mit *Anarrhichas lupus* einen für die ethmohyostylen Teleostier geradezu unglaublichen durophagen Quetschapparat; die untersuchten Blennioidei sind im wesentlichen bei dem Lebensformtypus des „Beißers“ verblieben, den sie zu dem des Abbeißers entwickelten.

Im folgenden soll diskutiert werden, ob der viscerocraniale Grundtypus des „Beißers“, wie wir ihn bei den untersuchten Blennioidei antreffen, als sekundär oder vielleicht als primär interpretiert werden kann. An sich hätten seine funktionellen Besonderheiten und mechanischen Konstruktionen als Abweichungen vom Entwicklungstrend der ethmohyostylen Teleostier zu gelten; denn nach dem gegenwärtigen Stand unserer Erkenntnis führt die Entwicklung dieser Fische vom primären Typ des „Beißers“ bei den

Paläonisciden zu den nicht mehr beißtüchtigen Typen, deren Nahrungserwerb mit der von ihnen neu erworbenen „Einschwemmetechnik“ bewerkstelligt wird.

Die Frage, ob der viscerocraniale Funktionstypus des „Beißers“, der hier für die untersuchten Blennioidei analysiert wurde, nicht primär sein kann, wird hauptsächlich imputiert durch die Beobachtungen über den stabilen und mit in das Widerlager für den auf die Praemaxillaria einwirkenden Beißdruck eingebauten Circumorbitalring. Diese Funktion des Circumorbitalringes ist im Grunde seine ursprüngliche bei den primitiven Osteichthyes gewesen, und sie ging nach den einleuchtenden Darlegungen von Hofer (1945) bei den Teleostiern generell verloren. Kann sie von den Blennioidei in der für sie geltenden Vollständigkeit sekundär wieder erworben worden sein?

Welche Schwierigkeiten die Vorstellung solcher sekundären Wiederherstellung der ursprünglichen Funktionen des Circumorbitalringes auch besitzen mag, sie muß doch wohl akzeptiert werden. Denn eine Deutung der vorgefundenen Verhältnisse als primär würde einmal dazu nötigen, die Blennioidei phylogenetisch unmittelbar an die Paläonisciformes anzuschließen, was freilich nicht a limine als absurd gelten müßte. Sie würde aber weiterhin — und das ist gravierend — als ganz unverständlich offen lassen, warum dann hier die Maxillaria auch aus der Mundrandbegrenzung und also aus der unmittelbaren Beißkieferfunktion in genau der gleichen Weise ausgeschieden sind, wie ganz allgemein für die perciformen Fische gilt. Außerdem bliebe ebenfalls unverständlich, warum unter den untersuchten Arten nur *Blennius ocellatus* eine unter den gegebenen Umständen nahezu ideale Lösung für die Ausnutzung des Circumorbitalringes im Widerlager des auf die Praemaxillaria wirkenden Beißdruckes gefunden hat, während die anderen Arten in der Lösung dieser Frage deutlich hinter ihm zurückstehen. Denn *Blennius ocellatus* kann hierin nicht als der ursprünglichste, sondern als der gegenüber den beiden anderen untersuchten *Blennius*-Arten spezialisierteste Vertreter gelten, wie weiter unten noch zu erörtern ist.

Obwohl wir die bei den Anarrhichadidae und den Blenniidae unterschiedlich angetroffenen viscerocranialen Funktionstypen auf eine gemeinsame — auch phylogenetisch gemeinsame — Wurzel zurückführen, der die Blennii funktions-biologisch noch ziemlich

nahe stehen, erscheint es uns nicht als wahrscheinlich, daß die spezialisierten Anarrhichadidae von Formen, wie den untersuchten Blennii, abgeleitet werden können. Beide Familien sind gleichsam in verschiedene tropho-biologischen Lebensformen evolviert, die Blennii als „Abbeißer“; die Anarrhichadidae als „Quetscher“ größerer Nahrungsbrocken. So werden sie früh divergierend von gemeinsamer Ahnenform her auseinandergestrebt haben.

Für die Anarrhichadidae, zu denen wir uns dann wenden, wird die Deutung ihrer viscerocranialen Adaptationen wegen des *Anarrhichas latifrons* problematisch; er ist jedenfalls kein Durophage. Wollen wir annehmen, daß der vorn für *Anarrhichas lupus* beschriebene „Quetschapparat“ als Adaptation für durophage Ernährungsweise entwickelt worden ist, muß *Anarrhichas latifrons* als regressiv beurteilt werden. Die vorn für die drei *Anarrhichas*-Arten beschriebene funktionelle Reihe einer abgestuften Leistungsfähigkeit ihrer syncranialen Strukturen für den „Quetschapparat“ muß dann rückwärts gelesen werden. Wenn dies auch nicht als unmöglich verworfen werden soll, involviert es doch Schwierigkeiten, von denen nur eine hier erwähnt sei: die für den durophagen Nahrungserwerb des *Anarrhichas lupus* und des *Anarrhichas minor* so funktionsgerechten Pflasterzähne werden nicht von Anbeginn so, sondern in den Kieferhöhlen, die die Ersatzzähne liefern, zunächst sämtlich spitzkegelig angelegt, in einer der Durophagie wenig entsprechenden Form. Ihr Charakter als Pflasterzähne wird sehr wahrscheinlich erst kurz vor dem Zahnwechsel ausgebildet, denn, wie bereits gesagt wurde, kein einziger der in den Knochenhöhlen steckenden Ersatzzähne zeigt schon die endgültige Funktionsform von Pflasterzähnen. Die ursprüngliche und dann gar nicht primär für die Durophagie entwickelte Form dieser Zähne ist also offensichtlich die Spitzkegelform, und sie finden wir bei *Anarrhichas latifrons* dauernd erhalten.

Über die Nahrung des *Anarrhichas latifrons* ist wenig zuverlässiges bekannt; in der Barentssee gefangene und frisch von mir an Bord untersuchte Fische dieser Art enthielten im Magen einen gelblich amorph-homogenen Brei, der sehr wohl zu der dem *Anarrhichas latifrons* nachgesagten Ctenophorendiät stimmen könnte. Nimmt man an, daß *Anarrhichas latifrons* auf die Ernährung von gallertigen Ctenophoren und von den bei aller gallertigen Beschaffenheit doch häufig genug ziemlich derben Quallen spezialisiert ist, wäre durchaus vorstellbar, daß der eigentümliche Kiefermechanismus der Anarrhichadidae mit anfangs durchweg spitzkegeligen Zäh-

nen entwickelt worden ist in Anpassung an die Notwendigkeit, jene glitschig-gallertigen Beutetiere im Maule mit breiten Flächen festzulegen und für den Schluckakt zu zerquetschen und zu zerkleinern. Dann wäre der Kieferapparat der Anarrhichadidae primär in diesem Zusammenhang entwickelt worden, und *Anarrhichas latifrons* wäre dann ein funktions-biologisch ursprünglicher Vertreter dieser Familie. Jener Apparat wäre dann erst von hier aus in zunehmender adaptativer Vervollkommenung bei *Anarrhichas minor* und schließlich bei *Anarrhichas lupus* für die Durophagie ausgenutzt worden.

Zwei Schwierigkeiten freilich stehen der hier vorgeschlagenen Deutung entgegen: die Anarrhichadidae gehören dem Benthos an, sie besitzen keine Schwimmblase und sind schlechte Schwimmer. *Anarrhichas latifrons* wird ebenfalls zusammen mit den anderen beiden *Anarrhichas*-Arten in der Barentssee aus 450 m Tiefe mit dem Trawl heraufgebracht. Ist für solche Fische eine ausschließliche Ernährung von Nessel- und Kammquallen vorstellbar? Zum anderen sind die Knochen des Neurocraniums des *Anarrhichas latifrons* von spongiös-poröser Beschaffenheit gegenüber den besonders festen Schädelknochen der anderen hier untersuchten Blennioidei. Ist ein solcher Zustand mit der Annahme der Ursprünglichkeit des *Anarrhichas latifrons* gegenüber den anderen beiden *Anarrhichas*-Arten zu vereinigen? Die ganze Frage bedarf weiterer und verschiedenartig gerichteter Untersuchungen.

Die hier für die Anarrhichadidae aufgeworfenen funktionsgenetischen Fragen stellen sich in ähnlicher Schwierigkeit auch für die drei untersuchten *Blennius*-Arten.

Sehr viele gleichermaßen für die Anarrhichadidae und die Blennioideae charakteristische Strukturen der syncranialen Nahrungserwerbsapparate konnten wir oben als Ausdruck eines gemeinsamen Erbes beider Familien deuten. Diese gemeinsame, auch phylogenetisch gemeinsame Wurzel beider Familien der Blennioidei kann eigentlich nur eine Form gewesen sein, bei der das Problem der Beißtüchtigkeit des Oberkiefers bereits aufgetreten und irgendwie gelöst sein mußte. Denn die charakteristischen Übereinstimmungen in der Proportionierung des Neurocraniums und in der Funktion des Circumorbitalringes sind nur in dieser Interpretation zu verstehen. Worin aber auch immer die Lösung dieses funktions-mechanischen Problems für die Festlegung eines beißtüchtigen Oberkiefers bei der hypothetischen gemeinsamen Ahnenform der Anarrhichadidae

und der Blenniiden bestanden haben mag, sie kann nicht auf der Linie des „Abbeißertypus“ gelegen haben, den wir bei den untersuchten *Blennius*-Arten antreffen. Die vorn beschriebenen Wege, auf denen diese drei *Blennius*-Arten die Beißtätigkeit der Praemaxillaria erreicht haben, sind für *Blennius ocellatus* auf der einen Seite und die beiden anderen Arten auf der anderen Seite so verschieden, daß sie nicht aufeinander zurückgeführt werden können. Die konstruktiv geglückteste Lösung des in Rede stehenden Problems finden wir bei *Blennius ocellatus*. Wenn wir *Blennius ocellatus* als die progressiv am meisten abgeleitete Form deuten, bleibt es doch undenkbar, daß seine Lösung für die Festlegung des Oberkiefers sich über solche funktionsmechanischen Einrichtungen entwickelt haben könnte, wie wir sie bei *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus* gefunden haben. Deuten wir umgekehrt die in Rede stehenden funktions-mechanischen Einrichtungen des *Blennius ocellatus* als primär, dann ist es doch unmöglich unter selektions-theoretischen Gesichtspunkten, die weniger geglückten Lösungen des *Blennius gattorugine* und des *Blennius sanguinolentus* für die Festlegung des Oberkiefers etwa als Regressiventwicklung vom entsprechenden Zustande bei *Blennius ocellatus* her zu interpretieren.

Auch hier also bedürfen die aufgeworfenen funktions-genetischen Fragen noch weiterer an größerem Artenmaterial vergleichender Untersuchungen.

VIII. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die vorliegende Arbeit enthält eine unter einem funktionell-morphologischen Aspekt vorgenommene Beschreibung der Knochenelemente und der Muskulatur des Schädels von *Anarrhichas lupus*, *Blennius ocellatus*, *Blennius gattorugine* und *Blennius sanguinolentus*, eine Analyse der syncranialen Mechanismen, einen Vergleich der Konstruktionsmodi und der Leistungsfähigkeit dieser Mechanismen, in den auch bestimmte Strukturen der Syncranien von *Anarrhichas minor* und *Anarrhichas latifrons* einbezogen sind, und den Versuch einer adaptationsgenetischen Deutung der untersuchten Strukturen.

2. Die Untersuchung zeigt, daß die syncranialen Mechanismen der Anarrhichadidae „Quetschapparate“ sind, die der Blenniiden „Abbeißapparate“.

3. Für die syncranialen Mechanismen beider Familien der Blennioidei sind beißtüchtige und drucktüchtige Kiefer mit einer entsprechenden Muskulatur entwickelt. Im Ergebnis zeigen die entsprechenden Strukturen der syncranialen Knochenelemente, der Muskulatur und des Kiefermechanismus einen hohen Grad an Übereinstimmung bei beiden Familien. Die Übereinstimmung in der Struktur der syncranialen Knochenelemente bezieht sich auf den Bau und die Proportionen des gesamten Neurocraniums, seiner einzelnen Knochenelemente und Regionen (Praeorbitalregion, Postorbitalregion), der Praemaxillaria, der Suspensorien, der Hyalgabel und auf die Massivität der Mandibeln, sowie die höchst merkwürdige Stabilität der Circumorbitalringe. Von den mächtig entwickelten Mm. adductores mandibulae unabhängig sind die großen Portionen $A\omega$ dieser Muskeln. Die Neurocranien sind mit höchst differenzierten Strukturen einbezogen in den viscerocranialen Beiß- oder Quetschmechanismus, so daß gelegentlich z. B. die Alisphenoide aus der Orbita-Umgrenzung verdrängt wurden. Er ist sonst gekennzeichnet durch die Einschränkung der Maxillarkinetik, eine mehr oder weniger starke transversale Verlängerung der Quadrato-Mandibulargelenke, eine Abstufung in der Stellung der Haupt-Zugrichtung aller Portionen des M. adductor mandibulae zur Längsachse der adduzierten Mandibel und eine Spezialisierung der ventralen Elemente des allen rezenten Teleostiern gemeinsamen „Einschwemmechanismus“ für den Nahrungserwerb.

4. Die weitgehende gleichartige Umbildung gleicher Knochen und Muskeln in beiden Familien wird nicht nur als Analogie gedeutet, sondern als Ausdruck eines diesen Blennioidei phylogenetisch gemeinsamen „Organisationstypus des Beißers“, dessen markanteste Charakteristika die Stauchung des Neurocraniums in der Horizontalen und seine steile Erhöhung in der Vertikalen, die Beißtüchtigkeit der Praemaxillaria und die Einbeziehung des Circumorbitalringes in das Widerlager der Praemaxillaria sind.

5. Es wird angenommen, daß von dem „Organisationstypus des Beißers“ aus die adaptative Radiation der Blennioidei begann. Das Ergebnis dieser Evolution sind die mehr oder weniger quetschtüchtigen Anarrhichadidae und die abbeißtüchtigen Blenniidae. Die höchste Spezialisierung mit der Adaptation an den tropho-biologischen Lebensformtypus des Durophagen zeigt *Anarrhichas lupus*; am weitesten dem tropho-biologischen Lebensformtypus des Abbeißers adaptiert ist *Blennius ocellatus*.

6. Typische funktions-mechanische Sonderbildungen sind bei *Anarrhichas lupus* der „Kiefer-Gaumen“, der aus dem Vomer (axialer Gaumen) und den Palatina („alter“ Oberkiefer) besteht, breite Pflasterzähne, ein besonders massives und druckbeständiges Neurocranium, ein als Levator cranii gewaltig entwickelter und auf die Rückwand des Neurocraniums verlagelter M. trapezius und eine seitlich weit rostrad vorfassende Portion der hypaxonischen Muskulatur, die als Depressor cranii wirkt.

7. Bei den untersuchten *Blennius*-Arten besitzt *Blennius ocellatus* als spezifische funktions-mechanische Sonderbildung eine besonders geglückte Konstruktion des dorsalen Widerlagers (Neurocranium, Mesethmoid, Circumorbitalring) für die Praemaxillaria. Schneidezähne in den zu einem flachen Rundbogen verbreiterten Kieferfronten und ein walzenähnliches Quadrato-Mandibulargelenk, welches starken mechanischen Belastungen gewachsen ist, kennzeichnen für alle drei untersuchten Blenniiden gleichmäßig den trophobiologischen Lebensformtypus des „Abbeißers“.

8. Lebendbeobachtungen an den untersuchten Fischen bestätigen die funktionelle Deutung der vergleichend-morphologischen Befunde. Sie beweisen zugleich, daß für den Nahrungserwerb dieser Blennioidei auch die Technik des Einschwemmens von Nahrungsbrocken mit dem Atemwasserstrom eine Bedeutung hat. Diese Beobachtung ist umso überraschender, als diesen Fischen ein eigentlicher Maxillarapparat als technisch vorteilhafte Voraussetzung für diese Art des Nahrungserwerbes fehlt. Tatsächlich haben sie — vor allem die Blennii — diesen Mangel durch drastische Besonderheiten in der Kinetik des Unterkiefers ausgeglichen, die auf die Beseitigung der sonst bei den Teleostiern darin gegebenen „toten Gänge“ herauslaufen: hier sind besonders hervorzuheben das fast spielraumfreie „Kugelgelenk“, in dem das Epihyale, das Interoperculare und das Stylhyale an jeder Seite miteinander verbunden sind, und weiterhin die in der Rostro-Caudal-Richtung fast spielraumfreie, enge und auffällig weit vorverlegte Verbindung zwischen dem Interoperculare und der Mandibula.

IX. Literaturverzeichnis

- Adams, L. A.: Description of the skull and separate cranial bones of the Wolf-eel (*Anarrhichthys ocellatus*). The Kansas University Science Bulletin, 14, 331—355 (1908).
- Allis, E. P.: The Cranial Anatomy of the Mail-cheeked Fishes. Zoologica, Stuttgart, 57, 1—219 (1909).

- The cranial muscles and cranial nerves of *Amia calva*. *J. Morphol.* 12, 487—808 (1897).
- Baglioni, S.: Der Atmungsmechanismus der Fische. *Zeitschr. f. allgem. Physiologie*, 7, 177—282 (1907).
- Berg, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin 310 pp. (1958).
- Borcea, J.: Observations sur la musculature branchiostégale des Téléostéens. *Ann. scient. de l'univers. de Jassy* 6, 203 (1907).
- Brooks: The osteology and arthrology of the haddock (*Gadus aeglefinus*). *Scientific proceedings of the royal soc. Dublin. N. Ser.* 4, 166—196 (1883).
- Crisp, E.: On some points relating to the structure and mechanism of the Wolf-fish (*Anarrichas lupus*). *The Annales and Magazine of Nat. Hist.* 11, London (1853).
- Dietz, P. A. Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. *Mitt. d. Zool. Stat. Neapel* 22, 99—162, (1914/21).
- Über die systematische Stellung der Gadidae, zugl. Nr. 2, Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. *Mitt. d. Zool. Stat. Neapel* 22, 433—457 (1921).
- Dobben, W. H. van: Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. *Arch. Néerl. Zool.* 2, 1, 1—72 (1937).
- Edgeworth, F. H.: On the Morphology of the Cranial Muscles in some Vertebrates. *Q. Journ. Micr. Sc.* (2) 56, 167 (1911).
- On the muscles used in opening and shutting the mouth. *Proc. Zool. Soc.* 3 (1931).
- Ehrenbaum, E.: Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. In: *Handbuch d. Hochseefischerei Nordeuropas*, herausgeg. von H. Lübbert, E. Ehrenbaum und A. Willer. 2, 337 pp. (1936).
- Flüchter, J.: Funktionell-morphologische Untersuchungen über die Kieferapparate einiger Plattfische. *Zool. Beitr. (N. F.)* 8, 23—94 (1963).
- Ford, E.: On the young stages of *Blennius ocellaris*, pholis, gattorugine. *Mar. Biol. Ass. Plymouth.* 7, 688 (1922).
- Gerlach, R.: Die Fische, 468 pp., Hamburg (1950).
- Gill, T.: Notes of the structure and habits of the Wolf-fishes. *Proc. U. S. Nat. Mus., Washington.* 39, 157—187 (1911).
- Grassé, P.: *Traité de Zoologie*, 13, 2758 pp., Paris (1958).
- Gregory, W. K.: Fish-skulls, a Study of the Evolution of Natural Mechanisms. *Trans. Amer. Philos. Soc. (n. s.)* 33, 75—481 (1933).
- Grimpe-Wagler: Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. *Akad. Verlagsg.* Leipzig. 12 c-h, Pisces (1929).
- Günther, K.: Oekologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbes bei Tiefseefischen. In: „*Moderne Biologie*“, *Festschr. f. H. Nachtsheim*, 55—93. Berlin (1950).
- Das „Wangenproblem“ und das „Problem des Wirkungswinkels der Mundöffnung“ in der funktionellen Genese des Viscerocraniums der Teleosteer. *Zool. Anz.* 151, 157—166 (1953).
- Günther, K. und Deckert, K.: Morphologisch-anatomische und vergleichend-ökologische Untersuchungen über die Leistungen des Viscerocranialapparates bei Tiefseefischen der Gattung *Cyclothone* (Teleostei, Isospondyli). *Z. Morphol. Oekolog.* 42, 1—66 (1953).
- — Zweiter Versuch einer morphologisch-anatomischen Funktionsanalyse der Nahrungserwerbs- und Atmungsapparate von Tiefseefischen. *Zool. Beitr. (N. F.)* 1, 241—365 (1955).

- Neue Untersuchungen über die funktionellen Auswirkungen der caudal-ventralen Verlängerung des Kieferstieles bei Knochenfischen. IV. Das Viscerocranium von *Harpodon nehereus* Ham. (Iniomi, Harpodontidae) Zool. Beitr. (N. F.) 5, 241—280 (1960).
- Hartmann, M.: Die philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaft. Stuttgart. 2. Aufl. 183 pp. (1959).
- Haus, G. A.: Beiträge zur Anatomie und Histologie des Darmkanals bei *Anarrhichas lupus*. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiologie. 14 (1897).
- Hofer, H.: Der Schädel von *Tetrodon* und *Balistes*. Diss. der philos. Fak. d. Univ. Wien (1937).
- Zur Kenntnis der Suspensionsform des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei den Knochenfischen. Zool. J. (Anat.) 69, 321—404 (1945).
- Höller, F.: Funktionelle Analyse des Hechtschädels. Morphol. Jb. 76, 279—320 (1935).
- Holmquist, O.: Der Musculus protractor hyoidei und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen. Lunds Univ. Aarskrift (N. F. 2) 6, Nr. 6, 1—25 (1910).
- Ihle, van Kampen, Nierstrass, Versluys: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 906 pp., Berlin (1927).
- Jourdain, S.: Des muscles de l'appareil maxillo-mandibulaire de quelques poissons osseux. Rev. Sci. nat. Montpellier, 7, 36—41 (1878).
- Kampf, W.: Vergleichende funktionsanalytische Untersuchungen der Nahrungserwerbsapparate einiger räuberisch lebender Knochenfische. Zool. Beitr. (N. F.) 6, 391—496 (1961).
- Kirchhoff, H.: Funktionell-anatomische Untersuchung des Visceralapparates von *Clupea harengus* L. Zool. Jb. (Anat.) 76, 462—540 (1958).
- Kayser, H.: Vergleichende Untersuchung über Vorstreckungsmechanismen der Oberkiefer bei Fischen: Der Bau und die Funktion des Kiefer- und Kiemenapparates von Knochenfischen der Gattungen *Ammodytes* und *Callionymus*. Zool. Beitr. (N. F.) 7, 321—445 (1962).
- Kyle, H. M.: The Biology of Fishes, 396 pp., London (1925).
- Lubosch, W.: Die Kaumuskeln der Knochenfische. Ligament maxillo-mandibulare. Jena'sche Zeitschr. (1916).
- Die Kaumuskeln der Teleostier. Morphol. Jb. 61, 49—220 (1929).
- Die Muskeln des Kopfes: Viscerale Muskulatur, B. Teleostier. In: Handb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere; herausgeg. von L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch, 5, 1011—1024 (1938).
- Luther, W. und Fiedler, K.: Die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten. 253 pp., Hamburg und Berlin (1961).
- McIntosh: On the life history of the shanny. Zeitschr. f. wiss. Zool. 82, 368 (1905).
- Myers, G. S.: Trends in the evolution of Teleostean fishes. Stanford Ichthyol. Bull. 7, 27—30 (1958).
- Nikolski, G. W.: Spezielle Fischkunde. 632 pp., Berlin (1957).
- Petersen, H.: Studien zur vergleichenden und allgem. Mechanik des Tierkörpers. I. Das Kiefergelenk des Kabeljaus. Roux'Arch. 39, 51—111 (1914).
- Rauther, M.: Echte Fische. In: Bronn, Kl. Ord. Tierr. 6, I, 2, 1, 185—656 (1929, 1933).
- Regan, C. T.: The Classification of the Blennioid Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), 10, 377—387 (1912).
- Ridewood, W. G.: On the Cranial Osteologie of the Clupeoid Fishes. Proceed. Zool. Soc. London, 35—81, 448—493 (1904).

- Siebenrock, F.: Über die Verbindungsweise des Schultergürtels mit dem Schädel bei den Teleostiern. Ann. Naturh. Hofmus., Wien 16, 105—141 (1901).
- Slasteneko, E. P.: Blennius del Mare Nero. Pubbl. Staz. Napol. 14, 95 (1934).
- Soljan, T.: Fauna et Flora Adriatica. Nakladni Zavod Hrvatske, Zagreb. 1, 437 pp. (1948).
- Tschernavin, V. V.: The Feeding Mechanisms of a Deep See Fish (Chauliodus sloanei Schneider) London. Departm. Zool. Brit. Mus. 8, 101 pp. (1953).
- Vetter, B.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kieferbogenmuskulatur der Fische. Jena. Zeitschr. Nat. 8, 405—458; Jena. Zeitschr. Nat. 9, 431—450 (1874 u. 1878).
- Woskoboinikoff, M. M.: Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. Zool. Jb. (Anat.) 55, 316—448 (1932).
- Wahlert, G. v.: Die Entstehung der Plattfische durch ökologischen Funktionswechsel. Zool. Jb. (Syst.) 89, 1—42 (1961).

X. Zeichenerklärungen

Knochen

Al:	Alisphenoid
A.Lac:	Aussparung für das Lacrimale
Ang:	Angulare
A.op-hm:	Articulatio operculo-hyomandibularis
A.Pbr.1-Ebr.1:	Gelenk zwischen dem Pharyngobranchiale 1 und dem Epi-branchiale 1
A.Pbr.1-Ebr.2:	Gelenk zwischen dem Pharyngobranchiale 1 und dem Epi-branchiale 2
A.q.-m.:	Articulatio quadrato-mandibularis
Art:	Articulare
b.B.:	bandartiges Bindegewebe
Bo:	Basioccipitale
Bwst.:	Bindegewebestrang
c.A.Ps.:	Caudaler Ast des Parasphenoides
Cbr: 1-5	Ceratobranchialia des 1.—5. Kiemenbogens
Ch:	Ceratohyale
Cl.:	Cleithrum
C.M.:	Rest der Cartilago Meckeli
Cop 1-4:	Copulae des 1. und 4. Kiemenbogens.
Cr.hm:	Crista hyomandibularis
Cr.sph:	Crista sphenotici
d.A.Iop:	dorsaler Ast der Interoperulargabel
d.A.Ps.:	dorsaler Ast des Parasphenoides
d.A.Sth:	dorsaler Ast der Stylhyalgabel
Dent:	Dentale
D.G.d.Mes:	Druck-Gleitfläche des Mesethmoid
d.Hh.:	dorsales Hypohyale
d.proc.c.-hm:	dorsaler Processus des Cranio-Hyomandibulargelenkes

Ebr: 1-4	Epibranchialia des 1.—4. Kiemenbogens
Ecp:	Ectopterygoid
e.Gpr.:	erhöhter Gelenkpfannenrand
Eh	Epihyale
Enp:	Entopterygoid
Eo:	Exoccipitale
Epo:	Epioticum
Exeth:	Exethmoid
Fd.Epo.:	Flügel des Epioticum
Fd.Pto:	Flügel des Pteroticum
For.mag.:	Foramen magnum
Fr.:	Frontale
G.Pmx-Mes:	Gleitfläche des Processus ascendens praemaxillaris am Mesethmoid
G.Pmx.-Mx.:	Gelenk zwischen Praemaxillare und Maxillare
Gf.ExethPal:	Gelenkfläche des Gelenkes zwischen Exethmoid u. Palatin
Gf.Vo.-Mx.:	Gelenkfläche des Gelenkes zwischen Vomer und Maxillare
Gh:	Glossohyale
Gk.Pmx-Mx:	Gelenkkopf des Gelenkes zwischen Praemaxillare und Maxillare.
Gk.Vo.-Mx.:	Gelenkkopf des Gelenkes zwischen Vomer und Maxillare
Gp.C.-Hm:	Gelenkpfanne des Cranio-Hyomandibulargelenkes
Gp.Va-Mx:	Gelenkpfanne des Gelenkes zwischen Vomer u. Maxillare
Hbr. 1-3:	Hypobranchialia des 1.—3. Kiemenbogens
H.d.Exeth:	Höcker des Exethmoid
Hm.:	Hyomandibulare
Hyb:	Hyalbogen
Iop.:	Interoperculare
Is:	Interorbitalseptum
k.B.Cbr. 4:	knorpelige Basis des Ceratobranchiale des 4. Kiemenbogens
K.d.Fr.:	Kamm des Frontale
K.d.Ps.:	Kiel des Parasphenoid
K.Exeth:	Kerbe am Exethmoid
KPal:	Knochenwulst des Palatin
K.Sph.:	Knochenrinne des Sphenoticum
Lac:	Lacrimale
lat.K.Ps.:	laterale Knochenwand des Parasphenoid
l.E.:	löffelfartige Erweiterung des rostralen Maxillarendes
l.K.d.Sch.:	lateral Kamm des Schädeldaches
Md:	Mandibel
Mes:	Mesethmoid
med.Cr.Ps.:	mediale Crista des Parasphenoid
m.K.Phr. 2:	mediale Kante des Pharyngobranchiale des 2. Kiemenbogens
Mp:	Metapterygoid
Nas:	Nasale

Op:	Operculare
Opo:	Opisthoticum
Pal:	Palatin
Par.:	Parietale
P.Va:	transversal-senkrecht gestellte Platte des Vomerköpfchens
P.co.:	Pars coracoidea
P.sc.:	Pars scapularis
Pbr. 1-3:	Pharyngobranchialia des 1.—3. Kiemenbogens
Pmx:	Praemaxillare
Pop:	Praeoperculare
Pot:	Prooticum
Proc.as.:	Processus ascendens praemaxillaris
Proc.co:	Processus coronoideus der Mandibel
Proc.lat.Fr.:	Processus laterales des Frontale
Proc.mx.pal:	Processus maxillaris palatini
Ps:	Parasphenoid
Pt:	Pteroticum
Ptp:	Posttemporale
Qu.:	Quadratum
r.A.Ps.:	rostraler Ast des Parasphenoid
R.branch.:	Radius branchiostegus
r.D.:	rostraler Dorn des Hypobranchiale des 3. Kiemenbogens
r.L.d.Ps.:	rostrad divergierende Lamelle des Parasphenoides
R.Mx.:	Rinne des Maxillare
R.p.:	Radialia proximalia
S.d.Pro.:	Säulchen des Prooticum
S.Ps.:	Säule des Parasphenoides
S.d.Vo.:	Stielchen des Vomer
Scl.:	Supracleithrum
Sg.:	Schultergürtel
Sop.:	Suboperculare
So.:	Supraoccipitale
Sp.:	Spleniale
Sph.:	Sphenoticum
str.Bgw.:	straffes Bindegewebe
Sth.:	Stylhyale
Sy.:	Symplecticum
Tab.:	Tabulare
Uh.:	Urohyale
v.A.Iop.:	ventraler Ast der Interoperculargabel
v.A.Sth.:	ventraler Ast der Stylhyalgabel
v.Hh.:	ventrales Hypohyale
v.Proc.C.-Hm:	ventraler Processus des Cranio-Hyomandibulargelenkes
Vo:	Vomer
Zl.:	Zahnleisten des Praemaxillare
Zsp.:	Zungenspitze mit dem Glossohyale
Zw.:	Zwischenknorpel

Muskeln

1	Musculus levator operculi
2	Musculus levator arcus palatini
3	Musculus levator hyomandibularis
4	Musculus dilatator operculi
5	Musculus protractor hyoidei
6 a	Musculus hyo-hyoideus, pars lateralis (ventralis = superior)
6 b	Musculus hyo-hyoideus, pars medialis (dorsalis = inferior)
7	Musculus adductor arcus palatini
8	Musculus sterno-hyoideus
9	Musculus trapezius
10 a-b	Musculi levatores arcuum branchialium posteriores
11 a-c	Musculi levatores arcuum branchialium externi
12	Musculus obliquo-transversus
13 a	Musculus obliquus dorsalis anterior
13 b	Musculus obliquus dorsalis posterior
14 a	Musculus pharyngo-clavicularis internus
14 b	Musculus pharyngo-clavicularis externus
15	Musculus pharyngo-hyoideus
15 a	Musculus pharyngo-hyoideus (die Portion, die an der rostralen Spitze des 3. Hypobranchiale inseriert)
16	Musculus adductor hyomandibularis
17	Musculus adductor operculi
18 a-b	Musculi transversi ventrales (anterior und posterior)
19 a-c	Musculi obliqui ventrales
20	Musculus interarcualis 3/4
21	Musculus retractor ossium pharyngealium
22	Musculus transversus dorsalis
23 a-b	Musculi levatores arcuum branchialium interni
A ₁₋₃	Musculus adductor mandibulae (Portionen A ₁₋₃)
A ₀	Musculus adductor mandibulae (Intramandibulare Portion)
A ₁ I	Inselchen des Musculus adductor mandibulae
A ₁ E	Eckchen des Musculus adductor mandibulae
r.F.A ₁	rostrale Fasern des Musculus adductor mandibulae (Portion A ₁) die vom 4. u. 5. Circumorbitale entspringen.
M.hypax	hypaxonischer Muskelzug

Bänder

I	Band, das von der rostralen Außenseite des Praemaxillare zur Innenseite des Nasale und zur Spitze des Lacrimale zieht.
II	ventrales Band zwischen der löffelartigen Erweiterung des rostralen Maxillarendes und dem Praemaxillare
III	dorsales Band zwischen der löffelartigen Erweiterung des rostralen Maxillarendes und dem Praemaxillare
IV	Band zwischen dem Processus maxillaris palatini und dem Maxillare
V	Band zwischen dem Processus maxillaris palatini und dem Mesethmoid
VI	Band zwischen dem Maxillare und dem Mesethmoid

- VII Ligamentum mandibulo-interoperculare
VIII Band zwischen dem Urohyale und dem ventralen Hypohyale
IX Band zwischen dem 5., dem 4. Ceratobranchiale und dem
 3. Hypobranchiale
X a-e lateraler Zug von Bändern, die ventral die Kiemenspalten
 begrenzen
XI Bandkomplex von der Gestalt eines H: er verbindet die
 ventralen Hypobranchialia des 3. Kiemenbogens und die
 Hypohyalia
XII Band zwischen den Epibranchialia des 3. und 4. Kiemen-
 bogens
XIII Band zwischen dem Nasale und dem Exethmoid
XIV Band zwischen dem Nasale und dem Lacrimale
XV Band zwischen dem Interoperculare und dem Suboperculare
XVI Band zwischen dem Interoperculare und dem Stylhyale
XVII Band zwischen den caudalen Enden des Praemaxillare und
 des Maxillare
XVIII Band zwischen der caudalen Wand der Gelenkrinne des
 Maxillare und dem Praemaxillare
XIX Band zwischen Basisoccipitale und dem Schultergürtel

Lebenslauf

Am 9. Juni 1934 wurde ich, Hans Thiele, als Sohn des Pfarrers Hans Thiele und seiner Ehefrau Helene Thiele, geb. Frentzel, in Benneckenstein geboren. Nach 4 Jahren Grundschule wurde ich Schüler des Thomasgymnasiums in Leipzig und Mitglied des Thomanerchores. Infolge der Nachkriegsereignisse besuchte ich von 1947 bis 1952 die Oberschule in Meuschwitz/Thür., an der ich auch 1952 mein Abitur ablegte.

Am 1. 9. 1952 wurde ich in der Karl-Marx-Universität zu Leipzig immatrikuliert. Ich studierte Zoologie (Prof. Dr. Wetzels, Prof. Dr. Rammner, Prof. Dr. Werner, Prof. Dr. Schilder, Prof. Dr. Sulze, Dr. Abrosius, Dr. Dathe, Dr. Gerbstädt, Uhlmann, Dunger, Rammner, Senglaub) Botanik (Dr. Weichsel, Dr. Vörkel, Königsmann, Brückner, Müller, Mogh) Chemie (Prof. Dr. Treibs, Dr. Schott, Dr. Franke, Dr. Kunze) Physik (Dr. Beier) Geologie (Dr. Särchinger) Pädagogik (Prof. Dr. Renneberg, Reissmann, Wolf, Gentsch). Im Juni 1956 legte ich mein Staatsexamen an der Leipziger Universität ab.

Vom 1. 9. 1956 bis Ostern 1959 war ich Biologielehrer an der Oberschule von Wolgast. Im Sommer 1957 bekam ich von Herrn Prof. Dr. Werner das Thema meiner Dissertation: Biologische Anatomie des Kiefermechanismus einiger Knochenfische. Diese Arbeit wurde durch meine Flucht unterbrochen. Bei Herrn Prof. Dr. K. Günther am Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin setzte ich sie fort und beendete sie in der vorliegenden abgeänderten Thematik.

Seit dem 20. 4. 1959 unterrichtete ich an einem Progymnasium in Jade i. O. Im April 1960 nahm ich an einem Kursus: Einführung in die Meeresbiologie der biologischen Anstalt von Helgoland teil. Für das Schuljahr 1961/62 ließ ich mich beurlauben.

Am 30. 5. 1961 wurde ich in der Freien Universität Berlin immatrikuliert. Ich studierte Zoologie (Prof. Dr. Günther, Prof. Dr. Ulrich, Prof. Dr. Urich, Prof. Dr. Lüers, Prof. Dr. Heberer) Botanik (Prof. Dr. Eckardt, Prof. Dr. Küster) Geographie (Prof. Dr. Hövermann, Prof. Dr. Schultze, Dr. Hagedorn, Dr. Kühn, Prof. Dr. Jentsch) Chemie (Prof. Dr. Broser, Prof. Dr. Manecke, Prof. Dr. Schenk, Prof. Dr. Riemschneider) Philosophie (Prof. Dr. Kanthack).

Hans Thiele

